

INSECTES SOCIAUX

BULLETIN DE L'UNION INTERNATIONALE POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX



COMITÉ DE RÉDACTION

J. D. CARTHY, P. H. CHRISTENSEN, K. GÖSSWALD, P.-P. GRASSÉ,
C. JUCCI, A. RAIGNIER, T. C. SCHNEIRLA, T. UCHIDA

Volume IV - Avril-Juin 1957 - Numéro 2

MASSON & C^{ie} ÉDITEURS - PARIS

PUBLICATION PÉRIODIQUE TRIMESTRIELLE.

INSECTES SOCIAUX

Revue consacrée à l'étude de la Morphologie, de la Systématique et de la Biologie des Insectes sociaux.

Publiée sous les auspices de

L'UNION INTERNATIONALE POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX

COMITÉ DE RÉDACTION

J. D. CATHY, Department of Zoology, Queen Mary College, Mile end Road, London E 1 (England).

P. H. CHRISTENSEN, Universitetets Institut for almindelig Zoologi, Universitetsparken 3, Copenhagen, Denmark.

K. GÖSSWALD, Institut für Angewandte Zoologie der Universität, Würzburg, Röntgenring 10, Würzburg, Deutschland.

P.-P. GRASSÉ, Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, 105, boulevard Raspail, Paris-VI^e, France.

C. JUCCI, Istituto di Zoologia « L. Spallanzani », Pavia, Italia.

A. RAINIER, 11, rue des Récollets, Louvain, Belgique.

T. C. SCHNEIRLA, American Museum National History New-York (U. S. A.).

T. UCHIDA, Zoological Institut Faculty of Sciences, Hokkaido University Sapporo, Japan.

PRIX DE L'ABONNEMENT POUR 1957

France et Union Française : **3 000 frs.**

Étranger { Dollars U. S. A. : **9,25.**
 { Francs Belges : **460.**

Également payable au cours officiel
dans les autres monnaies.

Prix spécial pour les membres de l'Union internationale pour l'étude des Insectes sociaux.

France et Union Française : **2 000 frs.**

Étranger { Dollars : **5,75.**
 { Francs Belges : **286.**

Règlement : a) Chèque sur Paris d'une banque officielle.
 b) Virement par banque sur compte étranger.
 c) Mandat International.

ADMINISTRATION

MASSON et C^{ie}, Éditeurs

120, boulevard Saint-Germain, PARIS-VI^e

o o

SECRÉTAIRE

M. G. RICHARD

105, Boulevard Raspail, PARIS-VI^e

INSECTES SOCIAUX

BULLETIN DE L'UNION INTERNATIONALE
POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX

SOMMAIRE

Mémoires Originaux.

Observations sur la Fourmi saharienne <i>Cataglyphis bombycina</i> Rog, par GÉRARD DÉLYE	77
Ueber schnürversuche an formiciden während der Metamorphose, von WOLFGANG E. GLÖCKNER	83
Wer hat die Initiative bei den Ausflügen der Jungkönigin, die Königin oder die Arbeitsbienen? von ELEONORE HAMMANN	91
L'ontogenèse des organes chordotonaux antennaires de <i>Calotermes flavicollis</i> (Fab.), par GASTON RICHARD	107
Contribution à la psychophysiologie de l'élevage des Reines chez les Abeilles, par MAURICE VUILLAUME	113
Quantitative studies of liquid food transmission in ants, by E. O. WILSON and T. EISNER	157

Nouvelles de l'Union.

Nouvelles des sections	167
Communiqués.....	168

INSECTES SOCIAUX

BULLETIN DE L'UNION INTERNATIONALE
POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX

Comité de Rédaction :

J. D. CARTHY, P. H. CHRISTENSEN, K. GÖSSWALD, P.-P. GRASSÉ,
C. JUCCI, A. RAIGNIER, T. C. SCHNEIRLA, T. UCHIDA

TOME IV

N° 2

MASSON & C^{ie}, ÉDITEURS
120, boulevard Saint-Germain, PARIS-VI^e

1957

MÉMOIRES ORIGINAUX

OBSERVATIONS SUR LA FOURMI SAHARIENNE *CATAGLYPHIS BOMBYCINA* ROG.

par

Gérard DÉLYE

(Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences, Alger, Algérie.)

Au cours d'un séjour de quinze jours (du 23 mars au 6 avril 1956) au Centre de Recherches sahariennes de Beni-Abbès, dont le laboratoire de zoologie a été mis à ma disposition par M. MENCHIKOFF, j'ai pu effectuer quelques observations sur l'habitat et le comportement de *Cataglyphis bombycina* Rog.

Cette Fourmi, remarquable par sa pilosité argentée, ses très grands palpes maxillaires et les mandibules démesurées de ses « soldats », est commune dans tout le Sahara. Pourtant peu d'auteurs ont étudié sa biologie : LAMEERE à Biskra, SANTSCHI dans le Sud tunisien, et BERNARD au Fezzan, puis au Tassili des Ajjer, sont à peu près les seuls à s'en être préoccupés.

NID

Dans la vallée de la Saoura, le nid est conforme au type du Fezzan décrit par F. BERNARD (1948, p. 109, Pl. I). J'ajouterai seulement quelques précisions.

Presque toujours creusé dans du sable pur, mais stabilisé, le nid est fréquemment abrité par une touffe de végétation. Il peut occuper une surface importante : j'ai fouillé un nid qui s'étendait sur plus de 10 m² et possédait cinq orifices.

La disposition générale est très semblable d'un nid à l'autre, sauf lorsque des pierres ou des racines gênent le travail des ouvrières.

Le plus souvent, on trouve un réseau de galeries superficielles (de 3 à 5 cm sous la surface) desservant quelques chambres vides ou à demi

remplies de cadavres de Fourmis et de débris d'Insectes divers. Des Lépismes et des Coléoptères du genre *Thorictus* y vivent presque toujours.

Ces galeries, creusées dans un sable pratiquement sec, ne semblent être que des voies de circulation (1).

Plus profondément (de 20 à 30 cm sous la surface) se développe un deuxième réseau de galeries donnant accès aux chambres d'habitation. Ce dernier communique avec l'étage supérieur par des puits à peu près verticaux. A ce niveau se trouvent les reines, les larves, les jeunes sexués prêts pour l'essaimage (qui avait commencé pour quelques nids).

Le sable est ici à peu près pur de limon (particules de moins de 0,02 mm de diamètre). Une analyse granulométrique sommaire donne en moyenne : 50 % de particules d'un diamètre compris entre 0,5 et 0,16 mm et 50 % entre 0,16 et 0,05 mm.

Les particules plus fines, apportées par le vent ou par l'eau, restent en surface, formant une croûte plus ou moins résistante.

La cohésion des grains de sable est uniquement assurée par l'eau (2,5 à 3 % du poids du sable humide), qui maintient en même temps un degré hygrométrique élevé favorable aux larves. Cette humidité persiste toute l'année (peut-être avec une valeur plus faible en saison sèche). Les dunes stables et les zones de sables possèdent, en effet, une végétation qui trouve en toute saison assez d'eau pour rester verte, et sont utilisées comme pâturages d'été par les pasteurs indigènes.

Dans cette partie du nid, la température ne varie que dans d'étroites limites, se maintenant aux environs de 20° C, tandis qu'elle peut atteindre 45 ou 50° C, à 1 cm sous la surface au début de l'après-midi (dans les premiers jours d'avril).

Un milieu aussi favorable autorise l'absence d'adaptation des larves à la sécheresse.

COMPORTEMENT

J'ai essayé de vérifier le rôle des ouvrières à grandes mandibules, les « soldats ». Peu agressifs, ils ont été considérés par SANTSCHI comme des individus adaptés au transport de grosses charges de sable. Ce rôle est douteux : j'ai rarement vu travailler les « soldats », et dans ce cas leur charge n'est pas plus grosse que celle des ouvrières à mandibules normales. Par contre, il est fréquent de voir, au milieu d'un groupe de grandes et moyennes ouvrières occupées à charrier des boulettes de sable, des « soldats » inactifs qui les bousculent et les gênent. (La faible activité des grandes ouvrières est d'ailleurs fréquente chez les Fourmis.)

En cas d'attaque de la fourmilière, les « soldats » courent en tous sens, les mandibules largement ouvertes, et mordent tout ce qui passe à leur portée, fût-ce une ouvrière de la même colonie. Et, alors que les ouvrières

(1) Au bord de la Saoura, certains nids sont situés dans la zone d'épandage des crues (il serait intéressant d'y observer le comportement des Fourmis en cas d'inondation) et le plafond des galeries superficielles est formé par la croûte desséchée de limon apporté par l'oued.

ne desserrent plus leurs mandibules lorsqu'elles ont mordu, ces derniers lâchent prise rapidement. Le plus souvent, ils se contentent de menacer l'ennemi avant de battre en retraite.

Bien que très efficacement outillés, ils ne font aucun travail suivi hors du nid : plusieurs ouvrières essayaient de transporter le cadavre sans pattes ni antennes d'un *Zophosis* (Coléoptère ténébrionide arrondi et à téguments lisses) qu'elles n'arrivaient pas à saisir. Un « soldat » passe,

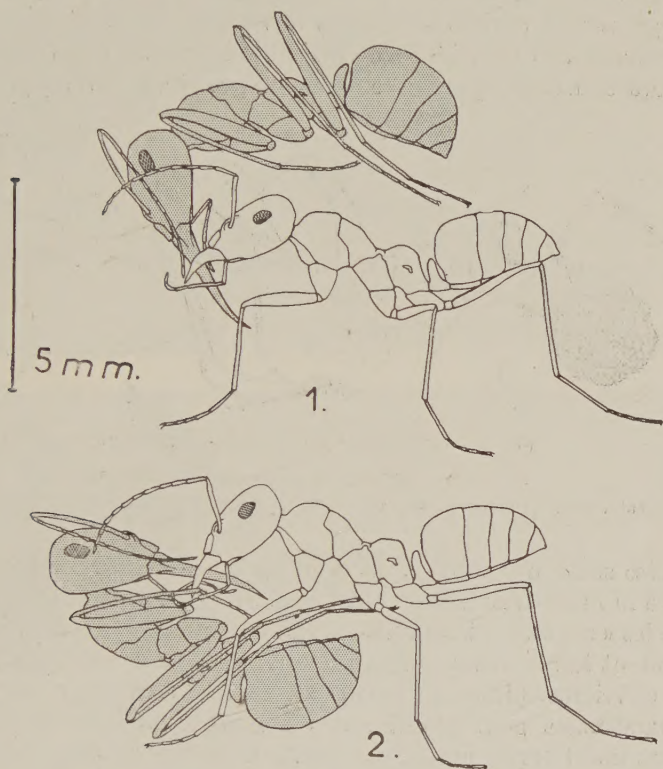


FIG. 1 et 2. — Transport d'un soldat par une grande ouvrière.

enlève aisément le fardeau dans ses mandibules, mais l'abandonne quelques centimètres plus loin et s'en va. On a constamment de tels exemples d'activité incohérente qui portent à penser (en accord avec l'opinion de LAMEERE) que les « soldats » seraient à peu près inutiles à la colonie.

Il est assez fréquent de voir un soldat transporté par une ouvrière de grande taille. Je n'ai jamais vu l'inverse, pas plus que le transport d'une ouvrière par une autre.

La position la plus fréquemment adoptée par les deux partenaires est celle que représente la figure 2. Elle est habituelle chez les *Formicidae*, en particulier chez *Cataglyphis bicolor* Fab. et les *Formica*. Je n'ai malheureusement pas pu assister aux préliminaires du portage, ceux-ci se dérou-

lant dans le nid. La Fourmi porteuse sortait avec son fardeau, soit pour le déposer un peu plus loin, soit pour rentrer au nid par un autre orifice.

Assez rarement, la position est inversée, le « soldat » étant cette fois au-dessus de l'ouvrière porteuse (fig. 1). Cette façon de faire étant celle des *Myrmicidæ*, il est remarquable de la voir utilisée par un *Cataglyphis*.

Habitant dans le sable, *Cataglyphis bombycina* est particulièrement apte à transporter et à déblayer ce matériau. Le travail de transport est exécuté par les grosses et par les moyennes ouvrières. Creusant dans les galeries, elles évacuent des boulettes de sable humide entre leurs mandibules. On peut alors constater que ce sont les palpes, très développés et pourvus



Fig. 3. — Transport de sable par une ouvrière.

Fig. 4. — Ouvrière creusant dans le sable sec.

L'échelle est valable pour les figures 1, 2 et 4. La figure 3 est environ 1,5 fois plus grossie.

de grandes soies, qui supportent la boule de sable, les mandibules servant surtout à la maintenir latéralement (fig. 3). C'est sans doute la raison pour laquelle les « soldats », lorsqu'ils travaillent, portent des boulettes de taille relativement faible, leurs palpes n'étant pas plus développés que ceux des grosses ouvrières. (Jamais je n'ai pu, comme SANTSCHI, les voir utiliser leurs mandibules pour charrier des boulettes de taille importante.) En regardant une Fourmi porter une petite boulette, on peut voir que celle-ci est nettement sous les mandibules, qui ne peuvent donc pas la supporter.

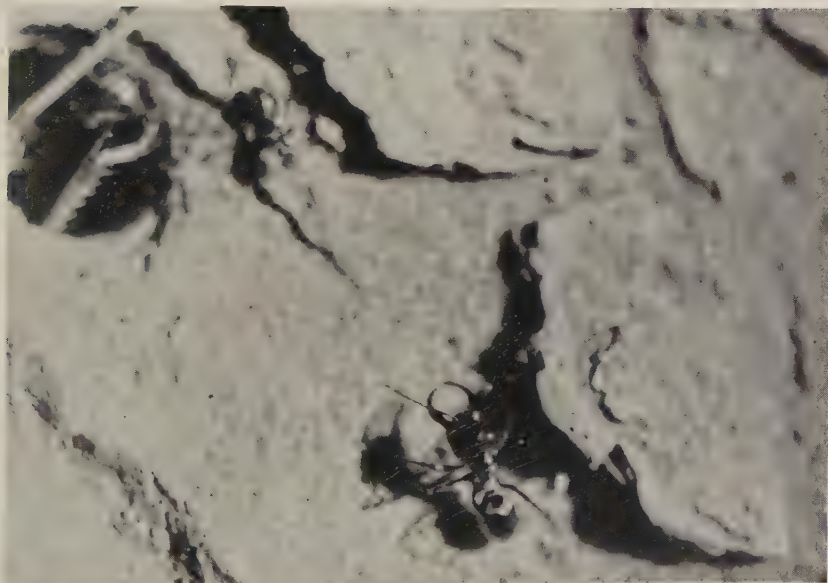
Lorsqu'il s'agit de déblayer le sable sec que le vent ne cesse d'accumuler aux orifices du nid, la technique employée est tout autre. Campées sur leurs deux paires de pattes postérieures, les ouvrières (parfois les « soldats ») envoient le sable en arrière, sous leur gastre relevé, à l'aide de leurs deux pattes antérieures (1) actionnées alternativement (fig. 4). Ce travail est fait le matin ou le soir, rarement au milieu du jour (2). Une ouvrière commence à creuser ; quelques secondes après, une deuxième l'imite. Au bout de quelques minutes, il y a 10 ou 15 ouvrières, rangées en demi-cercle, la tête vers l'orifice du nid, qui creusent frénétiquement. Tout leur corps,

(1) Je n'ai pas vu les fourmis creuser à l'aide de leurs pattes postérieures, comme le rapporte LAMEERE.

(2) Au milieu du jour, il y a, sinon un arrêt total, comme chez les *Messor*, du moins une diminution nette de l'activité des fourmis hors du nid.



a



b

- a) Un « soldat » et une petite ouvrière à l'entrée du nid. Cette photo montre bien la grande différence de taille entre les deux individus. On voit aussi le type d'entrée de nid le plus courant, abrité par un auvent de sable aggloméré. L'ouverture du nid a environ 2 centimètres de large.
- b) Un « soldat » près de l'un des orifices d'un grand nid, au bord de la Saoura. Ici l'orifice est un puits vertical creusé dans la croûte de limon déposé par l'oued. (On voit dans la partie droite de la photo les écailles formées par le limon desséché.) Des ouvrières, peu visibles, s'affairaient à introduire dans le nid des pattes de *Schistocerca*. Le diamètre de l'orifice du nid est d'environ 1,5 cm.

et surtout le gastre, est alors animé de rapides vibrations analogues à celles que l'on observe chez divers *Sphegidae* qui creusent le sable.

L'aisance avec laquelle *C. bombycina* travaille le sable lui permet de vivre dans des endroits où aucune autre Fourmi ne peut la concurrencer. *C. bicolor*, par exemple, est incapable de déblayer le sable sec. J'en ai plusieurs fois déposé sur les orifices des nids de cette espèce. Les ouvrières, après avoir longuement hésité, finissent le plus souvent par creuser un nouvel orifice. Ce n'est que par hasard qu'elles parviennent, à force de piétiner, à dégager l'entrée du nid.

RÉSISTANCE A LA SÉCHERESSE ET A L'INSOLATION

J'ai simplement comparé sous ce rapport *C. bombycina* et une espèce voisine, *C. bicolor*, qui vit dans des lieux moins arides.

Étant sommairement équipé, j'ai opéré en plein air, en exposant des Fourmis au soleil dans des cristallisoirs garnis d'un peu de sable sec.

Voici le détail d'une expérience :

Début à 11 h. 30, fin à 18 h.

Contrôle toutes les trente minutes.

La température du sable des cristallisoirs a régulièrement baissé : 45° à 11 h. 30, 40° à 16 heures et 35° à 18 heures. La température de l'air est restée voisine de 29°.

Il soufflait un vent moyen, puis fort, dont les sujets étaient abrités.

L'humidité de l'air s'est maintenue entre 12 et 14 %.

Dix-huit *C. bombycina* de tailles variées (5 « soldats », 5 grosses ouvrières, 3 moyennes et 5 petites) et 11 *C. bicolor* sont placées dans deux cristallisoirs. Toutes ces Fourmis viennent d'être capturées.

Immédiatement, les *C. bombycina* cherchent à s'enfouir ; elles recommenceront plusieurs fois au cours de l'expérience.

Au bout de deux heures : 3 *C. bombycina* sont mortes.

Au bout de trois heures : 14 *C. bombycina* et 2 *C. bicolor* sont mortes.

Au bout de quatre heures et demie : 16 *C. bombycina* et 4 *C. bicolor* sont mortes.

Au bout de six heures et demie, l'expérience est arrêtée : 16 *C. bombycina* sont mortes. Il reste un « soldat » apparemment en bon état et une grosse ouvrière en train de mourir. 4 *C. bicolor* seulement sont mortes, 3 sont bien vivantes et 4 commencent à donner des signes de faiblesse.

D'autres expériences, plus sommairement conduites, m'ont donné des résultats semblables.

C'est sans doute en partie grâce à sa taille plus forte en moyenne que *C. bicolor* résiste mieux que *C. bombycina*. Les grosses ouvrières et les « soldats » de *C. bombycina* sont à peu près de la même taille que les ouvrières de l'autre espèce. Mais *C. bombycina* possède de petites ouvrières de couleur claire qui sont peu résistantes (elles sortent d'ailleurs moins que les grosses et semblent surtout prendre soin des larves).

J'ai aussi comparé entre elles des ouvrières de *C. bombycina* de même taille, intactes ou débarrassées de leur pubescence argentée. Je n'ai pas pu noter de différence de résistance qui aurait confirmé le rôle protecteur de ce revêtement.

Cette espèce, qui n'est donc pas particulièrement résistante, survit dans des lieux très arides, vraisemblablement en évitant, grâce à sa rapidité, de rester exposée trop longtemps à la sécheresse.

EN RÉSUMÉ :

C. bombycina, bien que ne possédant pas une grande résistance à la sécheresse, habite des zones sableuses très arides. Mais son nid, malgré sa faible profondeur, est toujours humide.

L'efficacité avec laquelle cette espèce travaille le sable est sa meilleure adaptation à ce milieu.

L'observation des « soldats » (dont le rôle dans la colonie semble à peu près nul) m'a permis de les voir se faire transporter par les grosses ouvrières, parfois d'une façon inhabituelle chez les *Formicidæ*.

Summary.

The nest is excavated in pure sand according to an uniform plan. It is not hauly (30 cm) but always damp, and its temperature is never very high.

The "soldiers", (workers with large mandibles) seem to play no part in the nest. They are often carried by the normal workers.

The workers dig and carry the sand in a very efficient way, either with their fore legs (dry sand) or with their mandibles and palps (damp sand).

A simple experience has shown that *C. bombycina*, in spite of its desertic habitat, cannot endure dryness and heat so well as *C. bicolor*, which dwell in the oases.

BIBLIOGRAPHIE

1948. BERNARD (F.). — Les Insectes sociaux du Fezzan. Fourmis (*Institut de recherches sahariennes de l'Université d'Alger. Mission au Fezzan, 1944-1945*, p. 87-183). — 1951. Adaptation au milieu chez les Fourmis sahariennes (*Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **86**, p. 88-96). — 1953. Les Fourmis du Tassili des Ajjer (*Institut de recherches sahariennes de l'Université d'Alger. Mission au Tassili 1949*, p. 1-131).
1902. LAMEERE (F.). — Notes sur les mœurs des Fourmis du Sahara (*Ann. Soc. Ent. Belgique*, **46**, p. 168-169).
1909. SANTSCHI. — Sur la signification de la barbe chez les fourmis arénicoles (*Revue Suisse de Zoologie*, **17**, p. 449-458). — 1929. Étude sur les *Cataglyphis* (*Cataglyphis bombycina*) (*Revue Suisse de Zoologie*, **36**, p. 25).

UEBER SCHNÜERVERSUCHE AN FORMICIDEN WÄHREND DER METAMORPHOSE

von

Wolfgang E. GLÖCKNER

(Aus dem Institut für Angewandte Zoologie der Universität Würzburg.
Vorstand: Prof. Dr. K. Gößwald.)

EINLEITUNG

1. ALLGEMEINES

Auf Grund der Zentrifugierungsergebnisse bei *Lasius*-Puppen (Glöckner, 1956) — das Abdomen bleibt nach der Zentrifugierung hell, pupal — führte ich Schnüerversuche an Larven, Vorpuppen und Puppen durch, um der Frage der hormonalen Steuerung der Metamorphose bei Ameisen nachzugehen. Grundlegende Untersuchungen dieser Art wurden schon an Dipteren und Lepidopteren (Zusammenfassungen bei Piepho, 1951, Karlson, 1954) und neuerdings auch an Bienen (L'Hélias, 1951; Schaller, 1951, 1952; Lukoschus, 1955) ausgeführt, so daß es auch aus diesem Grunde von Interesse war zu erfahren, wie sich Ameisen verhalten. Auch die vielfältigen histologischen Veränderungen im Körperinneren bei gehemmter Metamorphose, ein noch recht vernachlässigtes Gebiet, das Schaller (1951, 1952) erstmals bei Hymenopteren zur Bearbeitung heranzog, zeigten ein interessantes Kapitel auf.

Die Schwierigkeiten beim Experimentieren mit sozialen Insekten, speziell mit Ameisen, sind hinreichend bekannt (Glöckner, 1956). Sie erklären zum Teil die noch geringen Fortschritte auf diesem Gebiet.

Die Untersuchungen zu dieser Arbeit wurden in der Zeit von 1950 bis 1953 durchgeführt.

Herrn Prof. Dr. Gößwald bin ich für wertvolle Anregungen und für die Förderung der Untersuchungen sehr zu Dank verpflichtet.

2. MATERIAL UND METHODIK

Als Material wurden Larven, Vorpuppen und Puppen von *Formica rufa pratensis* Retz., *Formica rufibarbis* F., *Formica sanguinea* Latr. und *Camponotus ligniperda* Latr. verwendet. Ich beschränkte mich ausschließlich auf die angegebenen Arten, weil sie relativ groß sind und infolgedessen leichter gehandhabt werden können. Geschnürt wurden Larven und Pronymphen (Vorpuppen) am Kopfende, in der Körpermitte und am hinteren Ende; Puppen wurden zwischen Kopf und Thorax und am Stielchen geschnürt. Damit sollten die prospektiven Hormonbildungszentren, die neurosekretorischen Zellen im medianen Teil des Protocerebrums, die Corpora allata (und cardiaca) und die Prothoraxdrüsen ausgeschaltet werden. Daß von diesen Drüsen Hormonwirkungen ausgehen, wurde für die Formiciden als gegeben vorausgesetzt. Als Schnürmaterial verwendete ich dünne Haare, Catgut, dünnsten Kupferdraht und Kunststoffäden. Der Draht hatte den Vorteil, sich wieder leicht entfernen zu lassen,

hatte aber auch den Nachteil, sich zu tief einzuschneiden und dadurch das Objekt zu verletzen; auch verfärbte sich die Epidermis oft dunkel. Als gut brauchbares Schnürmaterial erwiesen sich Kunstfasern aus Polyvinylchlorid und besonders aus Polyacrylnitril (Orlon). Aus letzterem kann man selbst hauchdünne Fäden durch Ausziehen aus dem geschmolzenen Polymerisat herstellen, die den Vorteil haben, sich nach Fixation und Präparation leicht mikrotomieren zu lassen ohne den Schnitt zu beschädigen.

Für die histologischen Untersuchungen wurden die Objekte mit Carlschem Gemisch bei 40—50° C fixiert, mit 7,5 und 10 μ Dicke geschnitten und mit Hämatoxylin nach DELAFIELD-Erythrosin gefärbt.

SCHNUEERVERSUCHE

1. SCHNUERUNGEN VON LARVEN

Das Material, *Formica pratensis* ♂-Larven, wurde aus der Würzburger Umgebung eingesammelt und auf Kunstnester verteilt. Die Schnürungen wurden sogleich vorgenommen. Es wurde am Kopf (nach dem 3. Segment), in der Körpermitte (nach dem 6. Segment) und am Hinterteil (nach dem 9. Segment) geschnürt. Bei dem Material handelte es sich um Altlarven, die, wie die zur Kontrolle angesetzten unbehandelten Tiere zeigten, etwa 3 Tage vor dem Kottausstoßen standen. Eine genauere Altersdatierung von eingefangenen Material ist leider nicht möglich.

Die am Kopf geschnürten Larven (Ligatur blieb einen Tag wirksam) stießen den Kot ca. 3 Tage später aus. Sie waren, vom Lösen der Ligatur an gerechnet, nur 5 Tage lebensfähig.

Die in der Körpermitte geschnürten Larven verfärbten sich nach 10 Stunden und gingen sämtlich ein.

Auch bei den am Hinterende einen Tag lang geschnürten Larven wurde der Kot ca. 2 1/2 Tage später — durch die Schnürstelle hindurch — ausgestoßen. Der Druck erwies sich als sehr stark. Der größte Teil der auf diese Art geschnürten Tiere ging im Verlauf der folgenden 6 Tage ein, der Rest etwas später.

Die durch Larvenschnürungen gewonnenen Ergebnisse lassen noch keinen eindeutigen Schluß auf die Wirksamkeit und den Mechanismus von Metamorphosehormonen zu. Frühere Befunde (GLÖCKNER, 1951, 1954) zeigen, daß sich, speziell am Mitteldarm, schon vor dem Ausstoßen des Kotes, also schon vor dem äußerlich sichtbaren Beginn der Metamorphose, histolytische Veränderungen erkennen lassen, die ein Ablösen des larvalen Epithels einleiten und damit den Beginn der inneren Metamorphose anzeigen. Durch Kopfschnürungen — von der Dauer eines Tages, kurz vor dem Kottausstoß — lassen sich jedoch keine oder nur geringfügige Verzögerungen dieser Vorgänge bewirken.

2. SCHNUERUNGEN VON PRONYMPHEN

Zu diesen Versuchen wurden als Material, das aus der Würzburger Umgebung stammte, Larven von *Formica rufibarbis*-♀, *Camponotus ligniperda*-♀ und *Formica sanguinea*-♀ verwendet. Geschnürt wurde 10 bis 12 Stunden nach Ausstoßen des Kotes. Die drei oben angegebenen Schnürarten wurden durchgeführt. Dabei wurde nie ganz zusammengeschnürt, um den Innendruck nicht zu sehr zu steigern und um eine dünne Verbindung noch zu erhalten. Die Objekte kamen isoliert in Versuchsnester zurück und wurden ohne Arbeiterinnen gehalten. Günstig für den Verlauf der Versuche ist es, daß Pronymphen keiner Pflege von seiten der Arbeiterinnen mehr bedürfen. So läßt sich ein isoliertes Aufwachsen von Brut wenigstens 1—2 Wochen lang durchführen. Beigegebene Arbeiterinnen erkennen die Schnürung sofort als etwas fremdes und beißen die Objekte tot. Als Kontrolltiere wurden gleichaltrige, unbehandelte Pronymphen gehalten.

Ergebnisse: Nach 6 Tagen waren sämtliche Kontrolltiere verpuppt. Nach 12 Tagen ergab sich folgendes Bild: lebensfähig waren noch sämtliche Versuchstiere, mit Ausnahme derer, die in der Körpermitte geschnürt wurden; der Grad der Verpuppung war jedoch verschieden weit fortgeschritten.

Bei sämtlichen am Vorderende geschnürten Pronymphen blieb der Körper hinter der Schnürstelle unverpuppt, larval und undifferenziert (Abb. 1). Vor der Schnürstelle war der Kopf schwach entwickelt. Augen, allerdings noch unpigmentiert, waren schon ausgebildet, die Antennen schon vorhanden, wenn auch noch sehr kurz und ungegliedert. Die thorakalen Extremitäten waren nicht vorhanden, mitunter nur schwach angedeutet.

Die histologische Untersuchung dieser geschnürten Pronymphen erbrachte interessante Einzelheiten. Die bei den gleichaltrigen Kontrolltieren festgestellte Ablösung des larvalen Mitteldarmepithels war hier noch nicht eingetreten. Dieses Epithel erweckte den Eindruck eines am Beginn des Ablösungsprozesses stehengebliebenen Epithels, das dadurch entartete. Abb. 2 zeigt eine Zellpartie, die wie ein Tumor ins Lumen zu wuchern beginnt. Fortgeschrittenere Entwicklungsstadien lassen eine sukzessive Loslösung von Zellgruppen erkennen. Der ganze Vorgang kann auch als gehemmte holocrine Sekretion aufgefaßt werden, denn die Ablösung des larvalen Epithels entspricht (bei der Normalentwicklung)

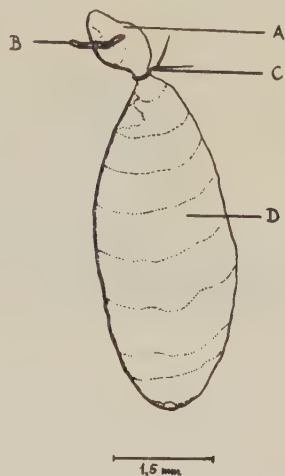


Abb. 1. — Geschnürte Pronympe von *Formica* (*Serviformica*) *rufibarbis* F. ♀. 12 Tage nach Anlegen der Ligatur.

A, Schwach differenzierter Kopf; B, Ungegliederte Antenne; C, Schnürung; D, Undifferenziertes Abdomen.

tatsächlich einer raschen und zusammenhängenden holocrinen Sekretion. Die teilweise stark vakuolisierten Wucherungen ähneln den von OEROEST-PAL (1937) beschriebenen „Geschwülsten“ aus dem Dünndarm der Honigbiene. Über die Ursachen konnte er leider keine Angaben machen. — Das Mitteldarmlumen war mit Sekret angefüllt, das wahrscheinlich von den larvalen Zellen sezerniert wurde. Es ist basophil. Die Cardia-Region, ein Attribut des larvalen Mitteldarmes, ist noch vorhanden, aber durch die erwähnten tumorartig gewucherten Zellen charakterisiert. Diese sind hier stärker vorhanden als im übrigen Mitteldarmepithel. Die Verbindungen



Abb. 2. — Wucherndes larvales Mitteldarmepithel einer geschnürten Pronympe von *Formica sanguinea* LATR. ♀. 12 Tage nach Anlegen der Ligatur.

A, Mitteldarmlumen (mit Sekret gefüllt); B, Gewuchertes Epithel; C, Larvales Epithel; D, Muscularis.

zwischen Vorderdarm und Mitteldarm und zwischen Mitteldarm und Hinterdarm sind geschlossen. Im larvalen Pylorus finden sich eosinophile Granulationen (GLÖCKNER, 1954). Die larvalen Malpighigefäße sind schon stark histolysiert; Strukturen lassen sich nicht mehr erkennen. Auch SCHALLER (1952) kommt zu dem Ergebnis, daß sich nach Kopfschnürungen von Vorpuppen im histologischen Bild eine deutliche Blockade der Entwicklung erkennen läßt.

Die durch die Körpermitte geschnürten Pronymphen waren überraschenderweise nicht

lange lebensfähig. Nach 2 Tagen verfärbte sich ein großer Teil der Versuchsobjekte, nach 4 Tagen war keine der Pronymphen mehr am Leben. Der Grund für diese vollständige Letalität konnte nicht ermittelt werden.

Die histologische Untersuchung dieser Objekte zeigte einen deutlich verlängerten Vorderdarm, an dessen caudalem Ende sich der Kaumagen bereits zu differenzieren begann. Das larvale Mitteldarmepithel war in dem Teil des Mitteldarmes, der vor der Schnürstelle lag, abgelöst oder in Ablösung begriffen. Der hinter der Ligatur gelegene Mitteldarmteil zeigte ein Bild, wie es in Abb. 2 ausschnittsweise wiedergegeben ist. Im Mitteldarmlumen befindet sich eine granulierte eosinophile Masse. Eine Verbindung zwischen Mitteldarm und Hinterdarm war nicht vorhanden.

Bei den am Hinterende geschnürten Pronymphen trat mit ganz kurzer Verzögerung (durchschnittlich 1 Tag) vollkommene Verpuppung ein. Der abgeschnürte Teil verfärbte sich und trocknete nach etwa 10 Tagen ein. Der vor der Ligatur gelegene größere Teil des Objektes stellte eine in ihren Proportionen stimmende, wohl differenzierte Puppe dar (Abb. 3).

Kopf und besonders Thorax waren im ganzen kleiner. Die Thoraxextremitäten waren teilweise verkümmert. Dem Abdomen fehlten natürlich die zwei abgeschnürten Segmente.

Die histologische Untersuchung der am Hinterende geschnürten Pronymphen ergab ebenfalls interessante Details. Der Vorderdarm befindet sich in einem Zustand weitgehender Differenzierung: die Anlage des Kaumagens ist schon deutlich zu sehen. Der Mitteldarm weist die für imaginale Verhältnisse typische kugelige Form auf. Das Epithel ist in lebhafter holocriner Sekretion begriffen. Es handelt sich natürlich schon um das imaginale Epithel. Die Schnürstelle liegt zwischen Mittel- und Hinterdarm, so daß über die Verbindung nichts ausgesagt werden kann. Der Hinterdarm ist stark geschrumpft, sein Epithel in hohem Maße mit Hämatoxylin anfärbbar. Er scheint in diesem Zustand nicht mehr funktionsfähig zu sein. Eine Differenzierung ist nicht festzustellen.

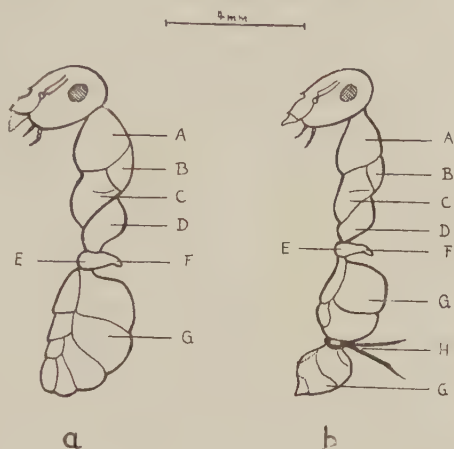


Abb. 3. — Vergleich zwischen einer normalen (a) und einer als Pronympha hinten geschnürten Puppe (b) von *Formica* (*Serviformica*) *rufibarbis* F. ♂. — Die Extremitäten sind weggelassen.

A, Prothorax; B, Mesothorax; C, Metathorax; D, Epinotum; E, Stielchen; F, Schuppe; G, Gaster; H, Schnürung.

3. SCHNUERUNGEN VON PUPPEN

Für diese Untersuchungen wurden Puppen von *Formica rufibarbis*-♀ verwendet, die als Pronymphen verschiedenen Nestern aus der Umgebung Würzburgs entnommen wurden. Die Schnürungen wurden 20—24 Stunden nach der Verpuppung angelegt und zwar zwischen Kopf und Thorax und am Stielchen (zwischen Thorax und Abdomen). Die Objekte überstanden fast alle den Eingriff, jedenfalls solange, bis sich eindeutige Resultate erkennen ließen.

Schnürungen zwischen Kopf und Thorax ergaben selten Ausfärbungsstörungen von Thorax und Abdomen. Die Zahl der Ausnahmen lag bei 5 % der untersuchten Tiere.

Schnürungen zwischen Thorax und Abdomen zeigten bei fast allen Objekten ein Ausbleiben der Abdominalfärbung und bestätigten dadurch die schon bei anderen Objekten (Dipteren, Lepidopteren, Apiden) gewonnenen Ergebnisse (Literatur siehe oben). Untersucht wurden insgesamt 105 Tiere.

Die histologische Untersuchung dieser behandelten Puppen, die nach 7-10tägiger Schnürung durchgeführt wurde, zeigte keine anatomisch und histologisch erkennbaren Abnormitäten.

DISKUSSION DER ERGEBNISSE

Die Schnürversuche an mehreren Entwicklungsstadien verschiedener Formicidenarten ergaben in Übereinstimmung mit den bislang bekannten Ergebnissen an Dipteren und Lepidopteren, daß sich die hormonbildenden Organe, die die Metamorphose auslösen, im Vorderteil des Körpers befinden. Die Ergebnisse stimmen auch — was ebenso interessant ist — mit den erst in den letzten Jahren erstmals an Hymenopteren (Bienen) gewonnenen Resultaten überein (L'HÉLIAS, 1951; SCHALLER, 1951-1952; LUKOSCHUS, 1955 *a*, 1955 *b*).

Aus Kopfschnürungen von Larven und Pronymphen geht hervor, daß die kritische Periode, d. h. die Zeit, in der die hormonbildenden Organe des Kopfes, die die Metamorphose auslösen, sezernierend tätig sind, um die Zeit des Kottausstoßens liegt. Wahrscheinlich beginnt sie 1—2 Tage vorher.

Schnürt man 10 Stunden alte Pronymphen am Kopf, so bleibt das Hinterteil während der Weiterentwicklung sackförmig larval. Es sind also für die Umbildung von der Pronymphe zur Puppe stoffliche Faktoren (Hormone) des Kopfes nötig.

Die Wirksamkeit dieser Hormone läßt sich bei Pronymphen durch variierende Ligaturen von cephal nach caudal fortschreitend verfolgen. Jedoch nicht nur rein äußerlich, sondern gerade im histologischen Bild kann man diese „fraktionierte“ Metamorphose deutlich erkennen. Abgeschnürte Hinterteile verkümmern und es entwickelt sich eine kleinere Puppe, bei der nicht nur das Abdomen (durch die abgeschnürten Segmente) kleiner ist, sondern eigenartigerweise auch Kopf und Thorax verkleinert auftreten. Solche Puppen sind durchaus lebensfähig. Der Hinterdarm fehlt jedoch.

Kopfschnürungen bei Puppen zeigen, daß eine Entwicklungshemmung des abgeschnürten Hinterteils nicht auftritt. Dagegen bleibt das Abdomen hell und pupal, wenn man am Stielchen schnürt. Diese Ergebnisse erhält man schon bei unmittelbar nach der Verpuppung durchgeführten Schnürungen. Daraus geht hervor, daß bei der Jungpuppe Hormone des Kopfes für die Entwicklung von der Puppe zur Imago nicht notwendig sind, aber solche aus dem Thorax für die Weiterentwicklung Bedeutung haben. Zu den gleichen Ergebnissen kommt auch LUKOSCHUS (1955 *a*) bei der Biene.

Vielleicht lassen sich nun die Zentrifugierergebnisse von GUARESCHI (vgl. hierüber GLÖCKNER, 1956) und die ähnlichen eigenen Resultate über das Ausbleiben der Abdominalfärbung zentrifugierter Puppen als eine durch die Zentrifugation hervorgerufene Störung des Hormonzyklus erklären.

Über das bei Dipteren und Lepidopteren bekannte antagonistische Zusammenspiel von prothoracotropem und Prothoraxhormon bzw. Corpora allata-Hormon lassen sich auf Grund der durchgeführten Schnürversuche bei Ameisen keine Aussagen machen. Hier können nur Exstirpations- und Transplantationsexperimente weiterhelfen, die aber vorerst noch an den Methoden und der Beschaffenheit der Objekte scheitern. Wahrscheinlich lassen sich aber auch die Ameisen in das bekannte hormonale Regulationsschema einordnen.

Zusammenfassung.

Es wurde über verschiedene Schnürungen an Ameisenlarven, -pronymphen und -puppen berichtet. Die Ergebnisse zeigen, daß am Ende der Larvenzeit bzw. zu Beginn der Pronymphenzeit eine Hormonausschüttung im vorderen Teil des Körpers stattfindet. Die Hormonwirkung läßt sich von cephal nach caudal fortschreitend an der inneren Metamorphose beobachten. Wird diese Wirkung unterbunden, so kommt es zu einer Blockierung der Weiterentwicklung. Die Imaginaldifferenzierung ist dagegen von einer im Prothorax zu Beginn der Puppenzeit stattfindenden Hormonausschüttung abhängig. Letztere wird sicher von einer Induktion, die gegen Ende der Pronymphenzeit vom Kopf ausgeht, bewirkt. Die Metamorphose der Ameisen scheint demnach genau so hormonal reguliert zu sein wie die der Biene und der untersuchten Dipteren und Lepidopteren.

Résumé.

La présente note rend compte de l'influence des divers types de ligatures de larves, prénymphe et nymphe de Fourmis. Les résultats obtenus montrent que les hormones sont sécrétées dans la partie antérieure du corps chez les vieilles larves ou les jeunes prénymphe. L'effet des hormones dans l'organogenèse interne progresse de la partie antérieure vers la partie postérieure. Lorsque l'effet des hormones est complet, le développement se bloque. Le développement de la nymphe est alors contrôlé par des hormones thoraciques sécrétées au début du stade nymphal. Cette sécrétion est probablement induite à la fin du stade prénymphe par des organes céphaliques. Ainsi, la métamorphose des Fourmis semble conditionnée par des chaînes d'hormones semblables à celles découvertes chez les Abeilles, les Diptères et les Lépidoptères.

Summary.

In the above research work there was reported about different ligatures with larvae, prepupæ, and pupæ of ants. The results obtained by these show,

that a distribution of hormones in the anterior part of the body takes place at the end of the larval stage respectively at the beginning of the prepupal stage. The effect of hormones allow to be observed progressing from cephal to caudal in the interior metamorphosis. As soon as this effect will be stopped, there will occur a blockade of development. In comparison with the development of the prepupa, that of the pupa is dependent on a distribution of hormones which takes place in the prothorax at the beginning of the pupal stage. The latter is surely caused by an induction proceeding from the head. Therefore the metamorphosis of ants seems to be regulated by hormones exactly like that of the bees and other investigated Dipteres and Lepidopteres.

LITERATURVERZEICHNIS.

1938. BODENSTEIN (D.). — Untersuchungen zum Metamorphoseproblem. I. Kombinierte Schnürrungs- und Transplantationsexperimente an *Drosophila*. (*Arch. Entw. mech.*, **137**, 474-505).
1954. BUTENANDT (A.). — Ueber Wirkstoffe des Insektenreiches. I. Zur hormonalen Regulation der Metamorphose (*Naturw. Rdsch.*, **9**, 355-358).
1937. EPSTEIN (F. F.). — Zur Physiologie der Metamorphosis bei *Drosophila melanogaster*. I. Verpuppung. (*Biol. Jaarboek*, **4**, 362-377).
1951. GLÖCKNER (W. E.). — Ueber die Metamorphose des Darmkanals bei *Tapinoma erraticum* Latr. (Hym. Formicidae). (*Rel. Arb. Inst. Angew. Zool. Univ. Würzburg*). — 1954. Beiträge zur Postembryonalentwicklung von *Solenopsis fugax* Latr. (Hym. Formicidae) (*Inaug. Diss. Inst. Angew. Zool. Univ. Würzburg*). — 1956. Ueber Zentrifugerversuche an Formiciden (*Insectes sociaux*, **3**, 403-415).
1951. L'HÉLIAS (C.). — Expériences de ligatures chez la larve d'*Apis mellifica* (C. r. *Soc. Biol. Paris*, **145**, 233-234).
1954. KARLSON (P.). — Biochemische Probleme der Insektenmetamorphose (*Verh. Deutsch. Zool. Ges.*, 1954, *Zool. Anz. Suppl.*, **18**, 68-85).
1938. KÜHN (A.). — Zur Entwicklungsphysiologie der Schmetterlingsmetamorphose (*VII. Intern. Kongreß f. Entomologie Berlin*, 1938).
- 1955 a. LUKOSCHUS (F.). — Untersuchungen zur Metamorphose der Honigbiene (*Apis mellifica* L.) (*Insectes sociaux*, **2**, 147-162). — 1955 b. Die Bedeutung des innersekretorischen Systems für die Ausbildung epidermaler Kastenmerkmale bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.) (*Insectes sociaux*, **2**, 221-236).
1937. OERGES-PAL (Z.). — Pathologische Veränderungen (« Geschwülste ») im Dünndarm der Honigbiene (*Zbl. Bakt. Abt. II*, **96**, 338-340).
1951. PIEPHO (H.). — Ueber die Lenkung der Insektenmetamorphose durch Hormone (*Verh. Deutsch. Zool. Ges.*, 1951; *Zool. Anz. Suppl.*, **16**, 62-76).
1951. SCHALLER (F.). — Réalisation des caractères de caste au cours de développements perturbés chez l'Abeille (*Apis mellifica* L.) (C. r. *Soc. Biol. Paris*, **145**, 1351-1354). — 1952. Effets d'une ligature postcéphalique sur le développement de larves âgées d'*Apis mellifica* L. (*Bull. Soc. Zool. France*, **77**, 195-204).
1951. TAKAKA (M.). — Studies of the metamorphosis in insects. I. Partial puparium formation in *Drosophila melanogaster* [*Science Reports, Tohoku University*, 4. serie (*Biology*), **29**, 88-90].

WER HAT DIE INITIATIVE BEI DEN AUSFLÜGEN DER JUNGKÖNIGIN, DIE KÖNIGIN ODER DIE ARBEITSBIENEN?

von

Eleonore HAMMANN

(Aus dem Zoologischen Institut der Freien Universität Berlin,
Direktor: Prof. Dr. W. Ulrich.)

Die Ausflüge der jungen Bienenkönigin haben immer wieder zu Untersuchungen angeregt, jedoch ist nur wenig darüber bekannt, wie es zu diesen Ausflügen kommt. Es fehlt an eingehenden Beobachtungen über das Verhalten von Arbeitsbienen und junger Königin vor den Orientierungs- und Paarungsflügen der Königin. Zwar sind wir über den Lebenslauf junger *Schwarmköniginnen* durch genaue Beobachtungen von HUBER (1792) recht gut unterrichtet; aber die Vorgänge, die zu den Orientierungs- und Paarungsflügen der *Schwarmköniginnen* führen, werden durch Schwarmvorbereibungen überdeckt, so daß man sie kaum analysieren kann. Ich habe deshalb meine Beobachtungen zur Frage der Initiative beim Königinnenausflug an Völkern mit jungen *Nachschaufungsköniginnen* durchgeführt.

I. — VORBEREITUNG DER KÖNIGINNENAUSFLÜGE UNTER NORMALEN BEDINGUNGEN

(Beobachtungsmaterial: 5 Völker in Glasstöcken mit folgenden Entweiselungsterminen: 23.V; 6.VIII; zweimal 19.VII; 20.IX.)

Nach Angaben von BARRETT (1926), BUTLER (1949), ALBER, JORDAN, F. u. H. RUTTNER (1955) soll die junge Königin in den ersten Lebenstagen von den Arbeitsbienen nicht beachtet werden. Auch HUBER (1792) sagt von der *Nachschaufungskönigin*, daß sie bis zur Begattung mit Gleichgültigkeit behandelt wird. Bei meinen Beobachtungsvölkern wurden die jungen Königinnen nur in den ersten *Lebensstunden* nicht von den Bienen beachtet. Ganz gleich, zu welcher Tageszeit sie geschlüpft waren, vom *Mittag des ersten Lebenstages* an wurden sie von den Arbeiterinnen betastet und beleckt. Außerdem führten die Bienen in ihrer Nähe jetzt eigenartige Bewegungen aus, die ich nie in der Umgebung einer begatteten stiftenden Königin beobachten konnte. Es sind: eine Zitterbewegung, eine schaukelnde Bewegung, Zerr- und Klammerbewegungen und ein Umwälzen der Königin.

Bei der *Zitterbewegung* (Abb. 1) klammert sich die Arbeitsbiene mit

mehreren, oft mit allen Beinen an der Königin fest; die Beinhaltung ist starr, und dadurch wird auch der Thorax starr in seiner Lage gehalten, während das Abdomen in schneller energischer Zitterbewegung in der

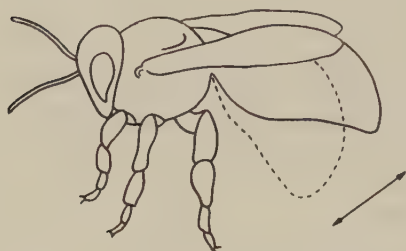


Abb. 1. — Schema der Zitterbewegung einer Arbeitsbiene.

Vertikalen auf und ab schwingt. Die Königin wird dabei mehr oder weniger geschüttelt, je nachdem, an welcher Körperstelle sich die Biene festgeklammert hat. Die Zitterbewegung dauert fast nie länger als 2 Sekunden. Die Frequenz der Hinterleibsschwingungen kann verschieden sein. Durchschnittlich entfallen 5 Schwingungen auf eine Sekunde. Die Schwingungsweite kann am Hinterleibsende ein bis mehrere Millimeter betragen.

Nach dem Zittern läßt die Arbeitsbiene von der Königin ab. Entweder bleibt sie tastend in ihrer Nähe, um sich bald wieder an sie zu klammern und zu zittern, oder sie bleibt hinter der Königin zurück. Auch Arbeiterinnen, die nicht unmittelbar an oder auf der Königin sitzen, führen die Zitterbewegung aus, sobald die Königin im Abstand von 3-5 cm an ihnen vorbeigeht. Sie zittern auch dann, wenn sie abgewandt sitzen oder sich in einem dichten Bienenhäufchen befinden. Ist die Königin vorüber, so verhalten sie sich wieder ruhig. Unter allen Bewegungen in der Umgebung der Königin ist die Zitterbewegung die auffälligste Erscheinung. Sie kennzeichnet schon von weitem die Stelle, an der sich die junge Königin gerade befindet, so daß es leicht ist, sie zu dieser Zeit aus der Menge der Bienen herauszufinden.

Die Zitterbewegung konnte ich auch schon während der Aufzucht der Königin bei Bienen beobachten, die auf der Nachschafungszelle saßen. Hier und bei den Zitterbienen an der jungen Königin handelte es sich um Stockbienen im Alter zwischen 3 und 21 Tagen.

Außerdem wird die Zitterbewegung aber auch noch von einzelnen Flugbienen ausgeführt, die unruhig im Stock umherlaufen und sich jedesmal an einer Stockgenossin festklammern, wenn sie zittern. Kommen diese Bienen in die Nähe der Königin, so beachten sie sie gar nicht. Ihr

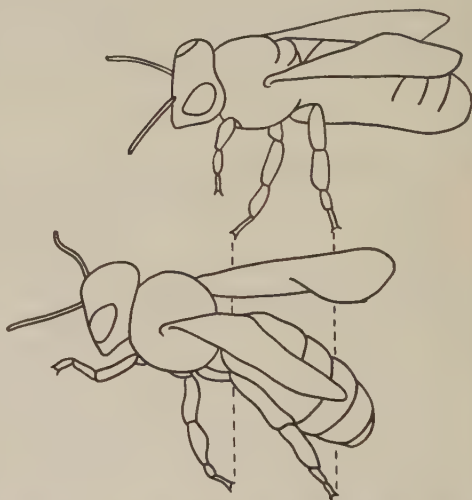


Abb. 2. — Schema der Schaukelbewegung einer Arbeitsbiene.

Zittern scheint also nicht mit der jungen Königin in direktem Zusammenhang zu stehen. Man findet „umherlaufende Zitterbienen“ auch in weiselrichtigen Völkern. SCHICK (1953) konnte sie nach Fütterung mit Urethan beobachten, er bezeichnet sie als „Schüttelbienen“.

Die zweite Bewegung, die das Verhalten der Königin beeinflußt, ist ein *Schaukeln* der Bienen. Es kommt nur in der unmittelbaren Umgebung der Königin vor. Bei dieser Bewegung sind die letzten beiden Beinpaare der Biene fest auf der Wabe verankert. Ihr Körper schaukelt ruckartig zwischen den Beinen vor und zurück (Abb. 2). Bei jedem Ruck nach vorn versetzt die Biene der Königin einen *Stoß*. Meist stößt sie mit Kopffront und Vorderbeinen zugleich, manchmal nur mit den Vorderbeinen und manchmal mit den geöffneten Mandibeln von schräg oben, so daß die Bewegung wie ein *Picken* wirkt. Mit dieser pickenden oder stoßenden Schaukelbewegung traktieren die Bienen die junge Königin von allen Seiten.



Abb. 3. — Königin wird an Bein und Flügeln gezerrt.



Abb. 4. — Arbeitsbiene beim Umwälzen der Königin.

Gezerrt wird die Jungkönigin vor allem an den Flügeln. Die Arbeitsbienen packen die Flügel mit Beinen und Mandibeln und zerren mit allen Kräften daran, meist in seitlicher Richtung (Abb. 3). Oft werden die Flügel dabei geknickt oder verdreht, ohne sichtbaren Schaden zu nehmen. Auch an den Beinen, vor allem am letzten Paar, wird die Königin gezerrt.

Bei der *Klammerbewegung* kral-len sich die Arbeiterinnen mit den

Beinen an der Königin fest. Regungslos hängt solch eine Biene an Bein oder Flügel der Königin, manchmal sogar an einem Fühler, und läßt sich oft über weite Strecken mitschleifen. Die Klammerbewegung wird nicht nur an den Extremitäten der Königin ausgeführt, sondern auch an ihrem Körper.

Beim *Umwälzen* der Königin greift die Arbeitsbiene meist von der Seite her an. Sie schiebt ihren Kopf unter den Körper der Königin und wälzt sie auf die Seite (Abb. 4). Manchmal kann sich die Königin noch

mit den Beinen der anderen Seite an der Wabe festklammern, aber in vielen Fällen verliert sie jeden Halt und trudelt über die Wabenoberfläche nach unten. Bienen, die sich an der Königin verkrallt haben, lassen bei solchem Sturz nicht von ihr ab, und so rollt manchmal ein ganzes Knäuel von Bienen mit der Königin abwärts. Irgendwo fängt sich das Knäuel, bleibt noch für einen Augenblick in seiner Form bestehen und löst sich dann auf.

Alle diese Bewegungen, die ich jetzt eine *nach* der anderen beschrieben habe, treten in der Umgebung der Königin in wildem *Durcheinander* und *Miteinander* auf. Die junge Königin ist meist von einer aufgeregten wirbelnden Bienenschar umgeben. Die meisten Bienen führen nacheinander zwei verschiedene Bewegungen an der Königin aus. Häufige Kombinationen sind dabei Zitter- und Tastbewegung und Zitter- und Schaukelbewegung. Um die Häufigkeit der verschiedenen Bewegungen vergleichen zu können, beobachtete ich das Verhalten von 1028 Arbeitsbienen, die insgesamt 1850 Bewegungen an oder auf der Königin ausführten. Dabei entfielen auf :

die Zitterbewegung	56 %	die Klammerbewegung	4 %
die Tastbewegung	29 %	das Zerren und Umwälzen	3 %
die Schaukelbewegung	8 %		

Die Zitterbewegung wird an oder auf der Königin und in ihrer Umgebung ungefähr 1200mal in der Stunde ausgeführt. Dieser Wert ergab sich bei Beobachtungen, die in den Mittagsstunden warmer Junitage angestellt wurden. Morgens und abends, an kalten Tagen und im Herbst führen die Bienen die aufgeführten Bewegungen viel seltener aus. Auffallend ist, daß das Interesse der Bienen an der jungen Königin sehr verschieden stark ist. Von 2 700 Bienen, die ich in den ersten 7 Lebenstagen einer Nachschaffungskönigin beobachtete, traktierten und verfolgten 10 % die Königin hartnäckig und an vielen Tagen, 24 % nur gelegentlich und nicht so heftig, und 66 % der Bienen beachteten die junge Königin auch dann nicht, wenn sie in ihre Nähe kam.

Die Bewegungen der Bienen, die *typisch* sind für ihr Verhalten der jungen Königin gegenüber, Zittern, Schaukeln, Klammern, Zerren und Umwälzen, *beeinflussen* auch das Verhalten der Königin. Auf alle diese Bewegungen reagiert die Königin zu verschiedenen Zeiten verschieden stark. Immer nach Zeiten größerer Passivität, in denen sie alles über sich ergehen läßt, ohne sonderliche Erregung zu zeigen, folgen Zeiten erhöhter Empfindlichkeit, in denen sie auf die kleinste Berührung anspricht. Ihre Reaktionen sind entweder Abwehr- oder Fluchtbewegungen.

Die *Abwehrbewegungen*, die die Königin mit den *Beinen* ausführt, fallen meist recht unbeholfen aus. Sie hindern die Bienen in keiner Weise an ihren Angriffen.

Seiner Wirkung nach gehört auch das *Tüten* zu den Abwehrreaktionen der Königin (1) : sobald die Königin damit beginnt, hören schlagartig alle

(1) Genaue Angaben über das Tüten macht ARMBRUSTER (1922).

Bewegungen der Bienen ringsum auf. Die Erstarrungszone umfaßt immer ein etwa handgroßes Gebiet. Auch Bienen, die gerade an der Königin zittern oder zerren, lassen von ihr ab, sobald das Tüten beginnt. HUBER (1792) berichtet von einer ähnlichen Erscheinung, die er beim Tüten junger *Schwarmköniginnen* beobachten konnte, und HANSSON (1951) beobachtete eine Erstarrung der Bienen, wenn er mit dem feuchten Finger über das Glas des Beobachtungsstockes fuhr.

Unter 12 Königinnen, deren Tüten ich beobachten konnte, befand sich eine Königin, die mit der Tütbewegung *keine* für uns vernehmbaren Laute erzeugte. Die Arbeitsbienen verharrten jedoch auch in diesem Fall in der gleichen Erstarrung, die sie beim normalen Tüten der Königin zeigen. Es erhebt sich also die Frage, wodurch die Erstarrung der Bienen ausgelöst wird: durch Schallschwingungen, die einem anderen Frequenzbereich angehören als die für uns wahrnehmbaren, oder durch Erschütterungen der Wabe, die von der tütenden Königin hervorgerufen werden. Um diese Frage zu klären, erzeugte ich vor dem geöffneten Beobachtungsstock Quietschöne, indem ich mit dem feuchten Finger über eine Glasplatte fuhr. Hielt ich die Glasplatte in 1 cm Entfernung vor den Stock, so zeigten die Bienen keine Reaktion. Brachte ich dagegen eine Kante der Glasplatte mit dem Wabenschenkel in Berührung, so erstarrten die Bienen wie beim Tüten der Königin. Man kann also annehmen, daß sie auf die *Erschütterung* reagieren, die sich von den vibrierenden Flügelenden der tütenden Königin auf die Wabe überträgt.

Je mehr die Bienen die Königin traktieren, umso häufiger tütet sie und schafft sich so ein wenig Ruhe. Sobald das Tüten endet, fallen die Arbeiterinnen wieder mit den alten Bewegungen über die Königin her. Es scheint also, daß zwischen dem Verhalten von Arbeitsbienen und Königin gewisse Wechselbeziehungen bestehen.

Dieser Eindruck wird noch deutlicher, wenn man die *Fluchtbewegungen* der Königin betrachtet: sie sind zu sehen, wenn die Königin gezerzt, umklammert oder heftig gestoßen wird. Erfolgen die Angriffe von hinten oder von der Seite, so springt die Königin regelrecht vorwärts. Entweder kommt sie sofort wieder zur Ruhe, oder sie hastet in großer Eile weiter über die Waben. Dadurch reizt sie die Bienen zu verstärkter Verfolgung an. Hier und da hängen an der Wabenoberfläche kleine lockere Bienentrauben. In solche Bienengruppen bohrt sich die fliehende Königin hinein und entkommt so fürs erste den nachfolgenden Bienen. Die Arbeiterinnen in der Bienentraube kümmern sich merkwürdigerweise kaum um die Königin; aber bald zwingen sich wieder andere Bienen zu ihr durch, um an ihr zu picken und zu zerren. Sofort bricht die Königin fluchtartig aus der Bienentraube aus und stürzt weiter über die Waben. Aus der Flucht der Königin entsteht so oft eine regelrechte Hetzjagd, die erst ein Ende nimmt, wenn die Königin ermattet, ihre Bewegungen sich verlangsamen, und damit auch für die Bienen der Anreiz zur Verfolgung schwächer wird.

Jeder Hetzjagd folgt vermehrte Nahrungsaufnahme der Königin. Bereits vom ersten Lebenstag an wird sie von den Arbeitsbienen gefüttert. Dabei streicht sie oft mit den Vordertarsen an den Kopfseiten oder an den Vorderbeinen der fütternden Biene von oben nach unten (Abb. 5).

(Die fütternden Bienen sind stets Stockbienen. Genauere Angaben über ihr Alter kann ich nicht machen, weil auch bei andauernder Beobachtung normalerweise nicht mehr als 3—4 Fütterungen täglich zu sehen sind.) Außerdem nascht die junge Königin hier und da Honig.

In der Regel zeigt die Königin vom 3. Lebenstag an kurzes Spreizen der Hinterleibsöffnung, wie es ALBER, JORDAN, F. u. H. RUTNER (1955) beschreiben, und ein Vibrieren der Hinterleibsspitze in der Körperlängsachse. Solange diese Bewegungen anhalten, begnügen sich die Bienen meist damit, die Königin zu betasten, zu belecken und mit den Vorderfüßen zu streicheln. Einzelne Bienen zeigen die Tütbewegung in der gleichen Weise, wie man sie bei der Königin beobachten kann; dabei führen sie im Rhythmus der Tütbewegung mit der Kopffront sanfte drängende Bewegungen am Abdomen der Königin aus. Eine Lauterzeugung konnte ich dabei nicht wahrnehmen. Auf Angriffe reagiert die Königin jetzt auch mit Gegenangriffen: sie richtet den Körper auf, hebt die Vorderbeine an und schlägt dann mit Vorderkörper und Beinen auf die Biene hernieder, oder sie zeigt die gleiche Schaukelbewegung, mit der sie von den Bienen traktiert wird. Vom 3. Lebenstag an haftet der jungen Königin ein eigenartiger strenger, für uns widerlicher Geruch an, den man nur aus größter Nähe wahrnehmen kann. Er bleibt bis kurz vor der Eiablage bestehen.

Der Tag des ersten Ausfluges ist in der Regel der 5. oder 6. Lebenstag der Königin. An diesem Tag wird sie von den Arbeitsbienen zunächst genau so behandelt wie bisher. Während aber die Angriffe der Bienen an den Vortagen nur Flucht-, Abwehr- und Angriffsreaktionen der Königin bewirkten, haben sie am 1. Flugtag einen hastigen Dauerlauf der Königin zur Folge, der sich über Stunden ausdehnen kann. Man möchte ihn als Selbststimulation ansehen und mit dem Schwirrflug von Dipteren und Nachtfaltern und dem eiligen Umherlaufen oder Flügelschwirren, das bei vielen Käfern dem Abflug vorangeht, vergleichen. Erstaunlicherweise steigt das Tempo der Königin kurz vor dem Ausflug noch einmal sprunghaft an: in rasender Eile stürzt sie jetzt durch den Stock. Flügelschwirrend hastet sie über die Bienenleiber hinweg, so daß ihre Füße kaum noch die Wabe berühren. Das Umherrasen wird nicht etwa durch die unnatürlichen Lichtverhältnisse im Beobachtungsstock bedingt: verdunkelt man nämlich sofort, wenn die Königin anfängt umherzurasen, so dauert es oft 7—8 Minuten, bis sie am Flugloch erscheint. Stichproben während dieser Zeit zeigen, daß die Königin weiter im Stock umherrast, obgleich sie doch durch den Lichtschein am Flugloch herausgelockt werden müßte. Ihre Bewegungen scheinen jetzt also *noch nicht* vom Licht gelenkt zu sein. Erst nach 5—10 Minuten wilden Umherrasens reagiert sie dann plötzlich phototaktisch: sie springt an die Scheibe und strebt zum Licht. Verdunkelt man erst in diesem Augenblick, so dauert es nur ganz kurze Zeit, meist nur Sekunden, bis die Königin am Flugloch erscheint.

An der Raserei der jungen Königin haben die Bienen nicht teil. Es ist, als ob sie sie gar nicht wahrnehmen. Ihre typischen Reaktionen, das



Abb. 5. — Fütterung der jungen unbegatteten Königin (unten) durch eine Arbeitsbiene.

Abb. 6. — Frisch begattete Königin wird von einer Arbeitsbiene verfolgt, die das Begattungszeichen betastet und den Rüssel danach ausstreckt.

Zittern und der Angriff bleiben jetzt ganz aus. Erst wenn die Königin das Flugloch erreicht hat und nach kurzem Verharren vor dem Start eilig auf dem Flugbrett oder an der Kastenwand umherrennt, wird sie wieder verfolgt; Wächterbienen laufen ihr flügelstirrend nach und stoßen sie mit den Köpfen. Fliegt die Königin dann auf, so recken diese Bienen ihre Vorderkörper hoch und strecken die Vorderbeine empor. Genaue Angaben über Dauer und Anzahl der Königinnenausflüge machen RISGA (1931), IS'HAK-OGly (1936), ROBERTS (1944), S. u. F. RUTTNER (1953-1954) und ALBER, JORDAN, F. u. H. RUTTNER (1955).

Nach der Rückkehr vom Orientierungsflug, der in der Regel nicht länger als 10 Min dauert, läuft die Königin meist hastig auf den Waben umher. Erst nach einigen Minuten kommt sie zur Ruhe. Die Bienen betasten ihre junge Königin jetzt sehr eifrig und belecken ihren Hinterleib. Häufig führen sie die Tütbewegung aus. Das Drängen der Bienen dabei ist so intensiv, daß sich ihre Köpfe immer tiefer unter das Abdomen der Königin schieben. Ein Umwälzen der Königin ist kaum noch zubeobachten. Auch das Klammern und Zerren ist seltener geworden. Alle übrigen Bewegungen, Zittern, Picken und Stoßen werden wie bisher ausgeführt. Oft verläßt die Königin noch am gleichen Tag ein zweites Mal den Stock. Nach der Rückkehr vom ersten Flug reichen meist wenige Minuten aus, um sie erneut in flugbereiten Zustand zu versetzen. Sie wird unruhig und trippelt am Ort, wenn sie von Bienen dicht umgeben ist. Wieder beginnt sie unvermittelt im Stock umherzurasen. Wieder springt sie an die Scheibe und strebt zum Licht. Vor jedem Ausflug wiederholt sich das gleiche. Auch nach den einzelnen Ausflügen zeigen Arbeitsbienen und Königin immer dasselbe Verhalten, solange, bis die Königin mit den Anzeichen der Begattung von einem Flug zurückkehrt.

Nach dem Hochzeitsflug läuft die Königin zunächst eilig im Stock umher. Sie wird von einzelnen Bienen verfolgt, die das Begattungszeichen betasten und belecken (Abb. 6) und es schließlich mit den Mandibeln aus der Hinterleibsöffnung der Königin ziehen. In anderen Fällen streift die Königin das Begattungszeichen an der Wabe ab. Durch häufiges Spreizen und Würgen preßt sie jetzt Schleim und Spermasmasse in Schwänzchenform aus (1). Alle Bienen aus der Umgebung drängen sich zu ihr hin, um an ihr zu lecken und zu tasten. Viele steigen sogar über ihre Stockgenossen hinweg nach vorn, um auch zur Königin zu gelangen. Doppelt und dreifach türmt sich der Bienenwall, der die Königin umgibt. Das Zittern und alle Angriffsbewegungen fehlen jetzt ganz. Erst nach etwa einer Stunde setzen wieder ganz vereinzelt sanfte Zitter- und Schaukelbewegungen ein. Am nächsten Tag, wenn die Königin das Ausstoßen von Spermaschwänzchen beendet hat, verhalten sich die Bienen ihr gegenüber genau so angriffslustig wie vor der Begattung, und oft kommt es zu einem zweiten Paarungsflug der Königin (2). Auch nach dem letzten

(1) Vgl. TRJASKO (1951) und ALBER, JORDAN, F. u. H. RUTTNER (1955).

(2) Über Mehrfachpaarung der Königin schreiben ROBERTS (1944), S. u. F. RUTTNER (1953-1954) und ALBER, JORDAN, F. u. H. RUTTNER (1955).

Hochzeitsflug setzen die Angriffe der Bienen wieder ein. Manchmal haben sie zur Folge, daß die Königin noch einmal im Stock umherrast wie vor einem Ausflug. Im Flugloch hält sie jedoch plötzlich inne und kehrt wieder um.

Am 2. Tag nach der Begattung wird das Zittern, Picken und Stoßen der Bienen immer sanfter und immer seltener, und wenn die junge Königin am gleichen Tag mit der Eiablage beginnt, hören diese Bewegungen ganz auf.

Zusammenfassend ist zu sagen, daß unter normalen Bedingungen zwischen dem Verhalten von Arbeitsbienen und junger Nachschaffungskönigin enge Wechselbeziehungen bestehen. Fragt man nun, von wem der Antrieb zu den Ausflügen der Königin ausgeht, so muß man diese Wechselbeziehungen berücksichtigen. Zwar tut die junge Königin den letzten Schritt vor dem Ausflug allein, denn wie wir gesehen haben, sind die Arbeitsbienen an ihrer Raserei durch den Stock, die ja dem Ausflug vorangeht, nicht beteiligt; aber zu dieser anscheinend spontanen Raserei der Königin kommt es erst, nachdem die Bienen sie Tag für Tag angegriffen und umhergehetzt haben. Immer wieder wurde sie durch das Stoßen und Zerren der Bienen aus ihrer Ruhe aufgestört und zu eiliger Flucht veranlaßt, die wiederum bei den Bienen als Anreiz zu verstärkter Verfolgung wirkte. Mehrmals täglich kam es zu dieser wechselseitigen Anspornung der Aktivität, die sich immer weiter steigerte, bis schließlich die Kraftreserven der Königin erschöpft waren. Den Hetzjagden folgte meist vermehrte Nahrungsaufnahme, durch die wahrscheinlich der Blutzuckerspiegel der Königin allmählich erhöht wurde, so daß sie flugfähig wurde. Nach BEUTLER (1936) ist der Blutzuckergehalt junger Bienen sehr gering; er muß erst erheblich zunehmen, damit die Tiere flugfähig werden.

Ganz ähnliche Wechselbeziehungen scheinen auch zwischen jungen *Schwarmköniginnen* und Arbeitsbienen zu bestehen. HUBER (1792) gibt an, daß die junge Schwarmkönigin von den Arbeitsbienen im Stock umhergehetzt wird und durch ihren eiligen Lauf wiederum die Aufregung der Bienen steigert, so daß es schließlich zum Schwarm kommt.

Bei meinen Beobachtungsvölkern hatte es den Anschein, als förderten die Angriffe der Bienen und die daraus entstehenden Hetzjagden die körperliche Leistungsfähigkeit der Königin, die immer weiter anstieg, bis das Tier schließlich imstande war, einen Ausflug zu unternehmen. Um zu prüfen, ob es sich tatsächlich so verhielt, mußte ich versuchen, in meinen nächsten Beobachtungsvölkern derartig anomale Bedingungen herzustellen, daß die Angriffe, die die Bienen gegen die junge unbegattete Königin führen würden, entweder verstärkt oder abgeschwächt wurden. Bestand wirklich ein Zusammenhang zwischen den Angriffen der Bienen und dem Flugbereitwerden der jungen Königin, so mußte bei *verstärkten* Angriffen der erste Flug der Königin *cher* erfolgen als im Normalfall, und bei *abgeschwächten* Angriffen mußte umgekehrt das Flugbereitwerden der Königin *verzögert* werden.

II. — VORBEREITUNG DER KÖNIGINNENAUSFLÜGE UNTER ANOMALEN BEDINGUNGEN

1. Zunächst beobachtete ich das Verhalten eines Volkes, dem ich die Nachschaffungskönigin, die es nach der Entweiselung aufgezogen hatte, fortnahm, um ihm erst 68 Tage nach der ersten Entweiselung eine schlüpfreife Königinnenzelle zuzugeben. Zu diesem Zeitpunkt war das Volk überaltert und ein großer Teil der Arbeitsbienen drohenbrütig.

Auch in diesem Volk wurde die junge Königin vom Mittag des ersten Lebenstages an angegriffen, aber die Angriffe waren heftiger als im Normalvolk, und die junge Königin wurde nahezu pausenlos über die Waben gehetzt. Am 3. Lebenstag wurde sie besonders hartnäckig gejagt, und um 11 Uhr ging von der Bienengruppe, die die Königin verfolgte, eine Erregung aus, die innerhalb von 2 Minuten das ganze Volk ergriff und in ein einziges brausendes Gerenne verwandelte. Die Bienen stürzten, *ohne Königin*, aus dem Stock und sammelten sich in einer Entfernung von ca. 15 m in der Luft zu einer Bienenwolke. Die junge Königin und die ein- und zweitägigen Bienen blieben allein im Stock zurück. Nach 7 Min. kehrten die anderen Bienen zurück und zogen wieder ein. Im Stock nahmen sie die Hetzjagd der Königin wieder auf. Am Nachmittag wiederholte sich der Auszug des Volkes, nur erschien diesmal ganz zum Schluß auch die Königin am Flugloch, wurde von einigen Bienen gestoßen und flog ab. An einer Kiefer setzte sich das Volk an, und ich brachte es in den Stock zurück.

Die nach langer Weisellosigkeit *verstärkten* Angriffe der Bienen und schließlich ihr *Auszug* hatten also zur Folge, daß die Königin am 3. Lebenstag, *mindestens 2 Tage früher als im Normalfall*, ihren ersten Ausflug unternahm. War nun umgekehrt eine Abschwächung der Angriffe von seiten der Bienen imstande, den Zeitpunkt des ersten Königinnenausfluges hinauszuschieben? Oder flog die Königin, wenn sie erst ein bestimmtes Alter erreicht hatte und ihr Paarungstrieb sehr stark geworden war, auch ohne Betreiben der Bienen aus? Um diese Frage zu klären, beobachtete ich jetzt (2.) das Verhalten eines ganz kurz vor Zugabe der Jungkönigin entweiselten Volkes.

Hier setzten zwar die Angriffe der Bienen erst später (am 3. Lebenstag der Königin) ein, erreichten dann aber dieselbe Heftigkeit wie im Normalvolk, so daß die Paarungszeit normal verlief. Die Frage, ob sanfte Behandlung das Flugbereitwerden der Königin verzögert, hatte also noch keine Beantwortung gefunden. Ich mußte versuchen, die junge Königin *dauernd* mit sanftmütigen Bienen zu umgeben, und stellte (3.) zwei Völkchen aus ca. 700 frisch geschlüpften Bienen mit je einer jungen Königin zusammen, außerdem zwei Normalvölkchen zur Kontrolle. In dem einen Versuchsvölkchen ersetzte ich die Völkchenbesatzung alle 2—3 Tage durch frisch geschlüpfte Jungbienen, so daß die Königin während der ganzen Paarungszeit nicht angegriffen wurde. Sie flog nicht aus (an hrem 23. Lebenstag wurde der Versuch abgebrochen). Die Königin im

normalaltrigen Kontrollvolk hatte ihren ersten Ausflug am 5. Lebenstag unternommen. Im andern Versuchsvölkchen erneuerte ich die Jungbienen nicht mehr, nachdem die zweite Kontrollvolkkönigin am 9. Lebenstag ihren Ausflug unternommen hatte. Die Besatzung des Jungbienenvölkchens wurde also älter, die Bienen begannen, ihre Königin anzugreifen, und sie flog am 13. Lebenstag zum ersten Male aus.

Die *sanfte* Behandlung der Königin im Jungbienenvolk kann also eine *Verzögerung*, möglicherweise sogar *völliges Ausbleiben* der Königinnenausflüge zur Folge haben.

III. — BEZIEHUNGEN ZWISCHEN DER AGGRESSIVITÄT EINES VOLKES SEINER JUNGKÖNIGIN GEGENÜBER UND DEM AUSBILDUNGSGRAD DER ARBEITERINNENOVARIEN

Die Beobachtung der Vorgänge während der Paarungszeit unter anomalen Bedingungen zeigte, daß das Flugbereitwerden der Königin von den Angriffen der Arbeitsbienen abhängig ist. Dabei schien die Aggressivität der Arbeitsbienen ihrerseits vom Ausbildungsgrad der Arbeiterinnenovarien abzuhängen: im drohenbrütigen Volk wurde die Königin stark angegriffen, im Jungbienenvolk, dessen Bienen bestimmt noch keine vergrößerten Ovarien aufwiesen, unterblieben die Angriffe. Um den Zusammenhang zwischen Aggressivität und Ovarienausbildung zu untersuchen, entnahm ich den Beobachtungsvölkern zu verschiedenen Zeiten Bienenproben von je 100 Bienen. Tabelle I gibt an, wieviel Prozent dieser Bienen schon deutlich eine Kammerung der Ovariolen (1) zeigten (a), wieviel davon schon legereife Eier hatten (b) und wieviel nicht (c).

TAB. I. — Ausbildungsgrad der Arbeiterinnenovarien in Völkern mit junger unbegatteter Königin.

	ZUM ZEITPUNKT DER ENTWEISELUNG			AM 3. LEBENSTAG DER KÖNIGIN			ZUR ZEIT DER KÖ- NIGINNENAUSFLÜGE		
	a	b	c	a	b	c	a	b	c
Normales Volk	0	0	0	—	—	—	24	10	14
Lange vor Zugabe der Königin ent- weiseltes V.	0	0	0	36	18	18	46	24	22
Kurz vor Zugabe der Königin ent- weiseltes V.	0	0	0	8	2	6	16	6	10

(1) Über die Kammerung der Ovariolen schreiben HÜSING und ULRICH (1939).

Aus den Jungbienenstöckchen, in denen die Königinnen nicht angegriffen wurden, entnahm ich nur jeweils 10 Bienen zur Untersuchung. Ihre Ovarien waren sehr zart, die Ovariolen nicht gekammert. Vergleicht man das über das Verhalten der Völker Gesagte mit der Tabelle über den Ausbildungsgrad der Ovarien, so sieht man, daß tatsächlich *starke Entwicklung der Arbeiterinnenovarien* und *starke Aggressivität* der Bienen gegenüber der jungen Königin *zusammenfallen*. Die Frage war nur, ob es sich dabei um ein Nebeneinander der beiden Dinge handelt oder ob sie miteinander gekoppelt sind, so daß zum Beispiel starke Aggressivität nie auftreten kann, wenn nicht auch ein gewisser Prozentsatz von Bienen mit stark entwickelten Ovarien im Volk vorhanden ist. Um dieser Frage nachzugehen, stellte ich Beobachtungen an Pollenmangelstöckchen an.

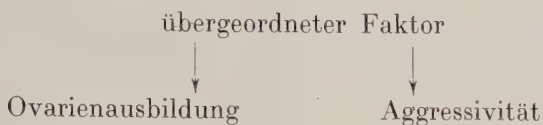
TABELLE II.

		ANZAHL DER BIENEN MIT GEKAMMERTEN OVARIOLEN.		AGGRESSIVITÄT DER BIENEN AN DEN 8 BE- OBSCHTUNGSTAGEN.							
		bei Zugabe der Königin	8 Tage nach Zu- gabe der Königin	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8. Tag
Pollenmangel- Völkchen.	Nr. 1	0	0	1	2	2	2	3	4	3	3
	Nr. 2	8 %	8 %	1	2	4	3	3	4	3	4
Kontroll- Völkchen.	Nr. 3	26 %	56 %	2	3	3	4	4	3	3	3
	Nr. 4	20 %	28 %	4	4	4	4	4	3	4	4

Nach MÜSSBICHLER (1952) können sich bei Bienen, die ohne Pollennahrung aufwachsen, die Ovarien nicht entwickeln. Bestand eine Koppelung zwischen dem Ausbildungsgrad der Arbeiterinnenovarien und der Aggressivität der Bienen, so mußten die Angriffe der Bienen in einem Pollenmangel-Volk unterbleiben. Ich stellte 4 Völkchen aus je 1 288 Jungbienen zusammen und versorgte 2 davon mit *pollenhaltigem*, die anderen beiden mit *reinem* Zuckerteig. Tabelle II enthält das Versuchsergebnis. *Alle* Völkchen, auch die Pollenmangelvölkchen, zeigten *normale Aggressivität* (1). Volk Nr. 2 enthielt allerdings einige (vielleicht verflogene) Bienen mit gekammerten Ovariolen. Trotz dieser Fehlerquelle zeigte die Beobachtung, daß *keine Koppelung* besteht zwischen Ovarienausbildung und Aggressivität der Bienen. Andererseits haben wir aber gesehen, daß normalerweise starke Aggressivität und starke Ovarienausbildung zusammenfallen. Man muß deshalb annehmen, daß die beiden Dinge von dem gleichen

(1) Die Aggressivität der Bienen wurde mit den Noten 1 (am schwächsten) bis 4 (am stärksten) beurteilt.

übergeordneten Faktor in gleicher Richtung gesteuert werden, ohne voneinander abzuhängen :



Hat dieses Schema Berechtigung, so kann man weiter annehmen, daß dieselben Wirkstoffe, die die Ovarienausbildung der Arbeitsbienen steuern, auch ihre Aggressivität der jungen Königin gegenüber bestimmen. Als *Hemmfaktor* für die Ovarienausbildung der Arbeitsbienen sehen BUTLER (1954) und PAIN (1954) ein Exohormon der Königin an. De GROOT und VOOGD (1954) konnten auch bei 2 jungen unbegatteten Königinnen eine Hemmwirkung für die Ausbildung der Arbeiterinnenovarien feststellen. Nach *längerer Weisellosigkeit* mußte ich jedoch das Gegenteil beobachten. Hier war die Zugabe junger unbegatteter Königinnen von *förderndem* Einfluß auf die Ausbildung der Arbeiterinnenovarien (s. Tab. I und II). Fördernd für die Ovarienausbildung wirken nach ALTMANN (1950) auch Extrakte aus Königinnen und deren Entwicklungsstadien.

Nimmt man nun aus den eben erwähnten Gründen an, daß die gleichen Faktoren, die die Ovarienausbildung der Arbeitsbienen steuern, auch ihre Aggressivität gegen die junge Königin hemmen oder fördern, so kommt man zu folgendem Bild : im normal brütenden Volk werden Ovarienausbildung und Aggressivität der Arbeiterinnen durch ein Exohormon der begatteten stiftenden Königin gehemmt. Verliert das Volk seine Königin, fehlt also das Exohormon, so ziehen die Bienen Nachschaffungsköniginnen auf, ihre Ovarien entwickeln sich stark, und ihre Aggressivität bricht hervor. Man kann diese Aggressivität als Rivalitätserscheinung deuten und mit ähnlichen Rivalitätsverhältnissen bei anderen Bienenarten vergleichen (1). Der hemmende Einfluß der jungen Nachschaffungskönigin ist nicht stark genug, um Ovarienausbildung und Aggressivität der Bienen zu unterdrücken : anscheinend werden diese beiden Dinge durch die Anwesenheit der jungen Königin noch gefördert, es kommt zu den Angriffen der Bienen, die die Ausflüge der Königin zur Folge haben, und erst wenn die junge Königin nach der Begattung mit der Eiablage beginnt, wird die Hemmwirkung ihres Exohormons so stark, daß die Angriffe der Bienen aufhören und ihre Ovarien sich zurückbilden.

Um alle diese Annahmen zu rechtfertigen, bedarf es noch eingehender Untersuchungen.

(1) MAIDL (1934) berichtet von Rivalitäten zwischen Halictus-Weibchen und von Konkurrenzerscheinungen zwischen Hummelarbeiterinnen und Hummelkönigin, die immer dann auftreten, wenn ein Teil der Arbeiterinnen stark ausgebildete Ovarien aufweist. HUBER (1792) führt ein anderes Beispiel von Rivalität bei Hummeln an.

Zusammenfassung.

An insgesamt 16 Völkern wurden unter verschiedenen Bedingungen die Vorgänge untersucht, die zu den Ausflügen der jungen Bienenkönigin führen. Die Beobachtung ergab, daß die junge Königin nur flugbereit wird, wenn sie von den Arbeitsbienen in bestimmter Weise traktiert und durch den Stock gehetzt wird. Starke Aggressivität eines Volkes seiner jungen Königin gegenüber und starke Ausbildung der Arbeiterinnenovarien fallen zusammen, sind jedoch nicht miteinander gekoppelt.

Résumé.

Le comportement des Abeilles ouvrières et des jeunes reines remplaçantes, nouvellement écloses et vierges, a été observé dans 16 colonies. Il se manifesta que la jeune reine n'est prête à s'envoler que si elle est traitée d'une certaine façon par les ouvrières.

Dans des conditions normales (5 colonies observées), les ouvrières ne tiennent aucun compte de la reine qui vient d'éclore. Or, dès le milieu de la première journée de sa vie, l'intérêt des ouvrières est très vif; elles touchent la reine, elles la lèchent, elles la nourrissent et se conforment sur elle. Quelques Abeilles à proximité de la reine manifestent un tremblement étrange de l'abdomen, dans le sens vertical. De plus, la reine est souvent attaquée par des ouvrières; elles la poussent, elles se cramponnent à elle, elles la tirent par les pattes et les ailes, et la renversent. La reine, par réaction, se défend ou s'enfuit; ou elle chante, ce qui fait tomber les Abeilles en torpeur. La fuite de la reine excite les Abeilles à la poursuite qui, parfois, dégénère en chasse acharnée. Le besoin alimentaire de la reine en devient plus fort, ses capacités physiques augmentent, jusqu'au moment où elle est enfin apte à l'envol. Elle s'élance alors avec frénésie par-dessus les rayons; tout à coup, elle se tourne vers la lumière et finit par trouver le trou de vol. Chaque fois que la reine rentre d'un vol, les attaques des Abeilles diminuent; mais elles redeviennent plus intenses jusqu'au départ suivant de la reine. Les attaques ne cessent que si la reine commence à pondre.

Des observations faites dans une colonie orphelinée longtemps avant l'introduction de la jeune reine vierge (attaques renforcées contre la reine), ainsi que l'étude d'une colonie de jeunes Abeilles (pas d'attaques contre la reine) ont montré que la reine devient d'autant plus vite apte à l'envol qu'elle est attaquée par les ouvrières. Si la reine est traitée avec douceur, ses essais peuvent être fortement retardés ou même ils n'ont pas lieu.

Chez les colonies qui attaquent vigoureusement leur jeune reine, on trouve toujours un grand pourcentage d'ouvrières pondeuses. Il semble donc qu'un rapport existe entre l'agressivité (contre la reine) et la formation des ovaires chez les ouvrières. Ce rapport, cependant, n'est pas direct :

une colonie dépourvue de pollen, où, par conséquent, les ovaires des ouvrières ne pouvaient pas se développer, attaqua sa jeune reine aussi vigoureusement que les autres colonies de contrôle normales.

Summary.

In 16 colonies of bees the behaviour of worker bees and of young virgin emergency-queens has been observed. The result is that the virgin does not become ready to fly unless she is treated in a certain way by the worker bees.

On normal conditions (5 colonies observed) the newly emerged queen does not receive any attention from the workers in the first hours of her life. But from her first midday forth the bees give her great attention by touching, licking, feeding, and facing her. Some workers near the queen show a remarkable vibration of their abdomens in vertical direction. Besides the queen is frequently attacked by workers who push her, cling on to her, pull her by her legs and wings, and sometimes overthrow her. The queen usually reacts upon such attacks by trying to defend herself, by piping, which causes a sudden numbness of the bees, and by running away. The flight of the queen stimulates the workers to chase and attack her all the more and often it comes to methodical huntings after the queen. For the queen, the result is increased want of food and an increase of her bodily efficiency until she is ready to fly. Last preparations for flying are made by the queen herself: hurriedly she rushes about on the combs and suddenly she turns to light until she finds the entrance of the hive.—After each flight of the queen the attacks of the bees loose in strength, but become harder again before she starts next time. The attacks are not stopped till the queen begins laying.

Observations at a colony dequeened long before receiving a newly emerged queen (strengthened attacks upon the queen) and observations at colonies made of newly emerged bees (no attacks upon the queen) proved the queen to be sooner ready to fly the more she is attacked by the workers. Mild treatment may cause the flights of the queen to be put off or even to be left undone.

Colonies attacking their queens hard always contain a high percentage of anatomical laying workers. There seems to be a relation between aggressiveness (towards the queen) and ovary development in worker bees. There is however no direct relation: one colony that did not get any pollen (so that worker's ovaries could not develop) was attacking its virgin queen as well as normal control colonies.

LITERATUR

1955. ALBER (M.), JORDAN (R.), RUTTNER (F. u. H.). — Von der Paarung der Honigbiene (Z. f. Bienenforsch., **3**, 1-28).
1950. ALTMANN (G.). — Ein Sexualwirkstoff bei Honigbienen (Z. f. Bienenforsch., **1**, 24-32).
1922. ARMBRUSTER (L.). — Über Bientöne, Bienenprache und Bienengehör. (Arch. f. Bienenkunde, **4**, 221-259).
1926. BARRETT (G.). — Plural mating of queens (Bee World, **7**, 94).
1936. BEUTLER (R.). — Über den Blutzucker der Bienen (Naturwiss., **2**, 486-491).
1949. BUTLER (C. G.). — The Honeybee : an introduction to her sensephysiology and behaviour (Clarendon Press, Oxford). — 1954. The importance of « queen substance » in the life of a honeybee colony (Bee World, **35**, 169-176).
1954. GROOT (A. P. de), VOOGD (St.). — On the ovary development in queenless worker bees (*Apis mellifica* L.) (Experientia, **10**, 384-385).
1951. HANSSON (A.). — Om ljudproduktion och ljuduppfatning hos bina (Nord. Bitidskr., **3**, 68-76).
1792. HUBER (F.). — Nouvelles observations sur les abeilles (Übers. von Kleine, Einbeck, 1856).
1939. HÜSING (J. O.), ULRICH (W.). — Untersuchungen über das Ovar der Arbeiterinnen von *Apis mellifica* L. (Verh. d. 7. intern. Kongr. f. Entomol., 1802-1816).
1936. IS'HAK-OGly (S.). — Über das Eindringen des Spermas in die Samenblase der Bienenkönigin und einige hiermit zusammenhängende Probleme der Begattung bei der Honigbiene (Diss. Berlin).
1934. MAIDL (F.). — Die Lebensgewohnheiten und Instinkte der staatenbildenden Insekten (Wagner, Wien).
1952. MÜSSBICHLER (A.). — Die Bedeutung äußerer Einflüsse und der Corpora allata bei der Afterweiselenstehung von *Apis mellifica* (Z. vergl. Physiol., **34**, 207-221).
1954. PAIN (J.). — Sur l'ectohormone des reines d'Abeilles (C. r. Acad. Sc., **239**, 1869-1870).
1931. RISGA (P.). — When and how many times do queens leave the hive (Bee World, **12**, 76-78).
1944. ROBERTS (W. C.). — Multiple mating of queen bees proved by progeny and flight tests (Glean. Bee Cult., **72**, 255-259, 303).
- 1953-1954. RUTTNER (S. u. F.). — Über die Paarung der Bienenkönigin (Österr. Imker, **3**, 206-211, **4**, 27-30).
1953. SCHICK (W.). — Über die Wirkung von Giftstoffen auf die Tänze der Bienen (Z. vergl. Physiol., **35**, 105-128).
1951. TRJASKO (W. W.). — Die Zeichen der Besamung der Bienenkönigin (Ptschelowodstwo, H. **11**, 25-31).

L'ONTOGÉNÈSE DES ORGANES CHORDOTONAUX ANTENNAIRES DE *CALOTERMES FLAVICOLLIS* (Fab.)

par

Gaston RICHARD

(Laboratoire de Biologie animale S. P. C. N., Faculté des Sciences de Rennes
et Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer.)

Les seules descriptions d'organes chordotonaux antennaires chez les Termites sont celles de Noyes (1929) sur *Termopsis angusticollis* et les nôtres (1950) sur *Calotermes flavicollis*. Ces deux descriptions concernent seulement les organes de la nymphe et de l'imago. Il nous a semblé nécessaire de préciser les modalités de l'évolution de ces organes au cours de la vie du Terme.

MATÉRIEL ET MÉTHODES.

Nous avons utilisé comme matériel vivant *Calotermes flavicollis* (Fab.), dont nous connaissons les divers stades morphologiques.

La coloration des éléments nerveux a été obtenue par injection de bleu de méthylène de Gurr, suivant la méthode déjà décrite (Richard, 1950).

RÉSULTATS.

Les lobes antennaires des ganglions cérébroïdes émettent deux nerfs symétriques qui pénètrent chacun dans une antenne. Le nerf antennaire se divise en deux branches dans le scape, peu avant d'entrer dans le pédicelle (fig. 1). Les deux branches sont l'une antérieure, l'autre postérieure dans l'antenne et elles vont se terminer dans l'article distal.

Dans le scape, le nerf antennaire envoie des ramifications motrices qui se rendent aux muscles élévateurs et dépresseurs du pédicelle. Dans tous les articles, le nerf antennaire envoie des rameaux sensoriels aux diverses sensilles décrites chez l'adulte dans notre travail de 1950.

ORGANES CHORDOTONAUX. — 1. *Plan d'ensemble* (fig. 1). — Les organes chordotonaux existent déjà, chez la larve néonate, et leur plan d'ensemble ne varie pas au cours du développement. Seuls changent le nombre des clous scolopaux et quelques modalités d'innervation.

Dans le scape se trouve un organe chordotonal dont les cellules sont situées vers le tiers proximal de l'article et dont les clous scolopaux s'attachent sur l'articulation du scape et du pédicelle près de l'insertion distale du muscle élévateur du pédicelle. Il est innervé

par un rameau spécial détaché du nerf antennaire avant sa bifurcation.

Dans le pédicelle se trouvent deux organes chordotonaux : l'organe chordotonal du pédicelle proprement dit, dont les cellules sont situées à la base

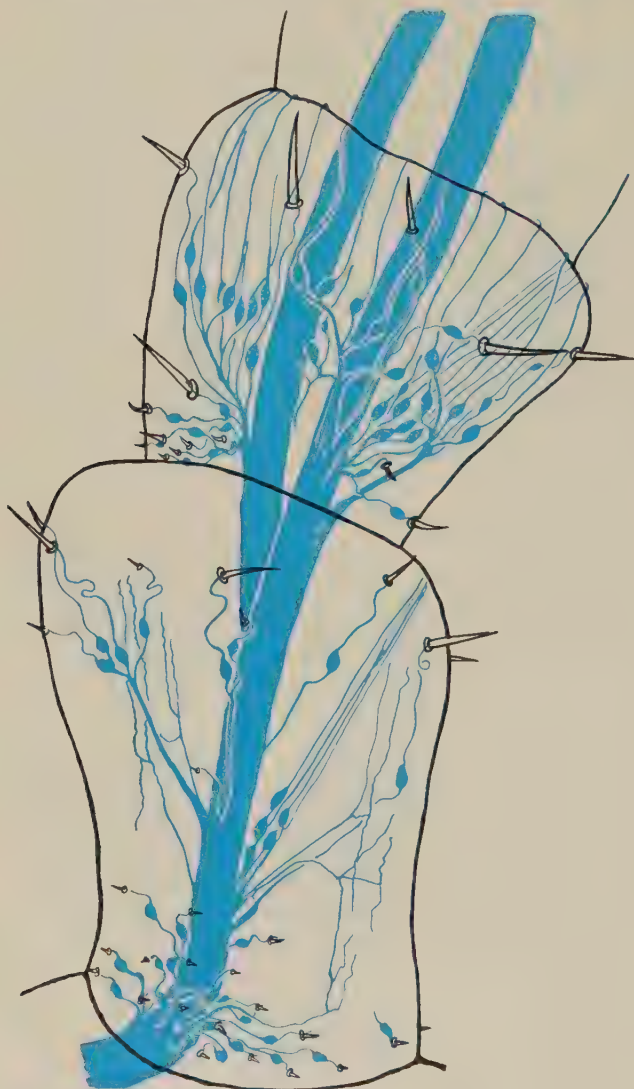


Fig. 1. — Innervation du scape et du pédicelle de l'antenne de *Calotermes flavicollis* (voir texte).

de l'article et dont les clous s'attachent à la paroi distale du pédicelle après un trajet oblique dans le plan latéro-antérieur ; l'organe de Johnston, qui est constitué par un certain nombre de clous scolopaux tangentiels à la cuticule. Ils viennent s'attacher par un filament recourbé à son extrémité, sur le bord articulaire distal du pédicelle (fig. 2). Leurs cellules nerveuses sont innervées par deux nerfs de Johnston issus chacun d'une des branches du nerf antennaire. Les clous scolopaux de l'organe de Johnston constituent une couronne à l'intérieur du pédicelle.

2. *Ontogenèse.* — L'organe chordotonal du scape ne présente que deux ou trois clous scolopaux chez la larve néonate ; il en montre sept chez l'adulte.

L'organe chordotonal du pédicelle est bien moins compact chez la larve néonate que chez l'adulte : il ne comporte que quatre clous scolopaux chez la jeune larve, alors qu'on en compte une dizaine chez l'adulte.

L'organe de Johnston, toujours innervé par moitié par chacun des nerfs de Johnston, ne présente qu'une quinzaine de clous scolopaux chez la

larve néonate. Les filets terminaux des clous sont déjà très longs, bien plus longs que ceux des autres organes chordotonaux de l'antenne. La chitine est assez fortement déprimée au niveau de la courbure terminale du filament et de son insertion. Il se produit une augmentation du nombre de clous scolopaux de l'organe de Johnston au cours de la vie larvaire, puisque l'imagó en compte environ deux fois plus que la larve néonate, mais cette augmentation est à peu près continue (fig. 3) :

1 ^o stade larvaire	15-17 clous scolopaux	
2 ^o — 3 ^o stades larvaires	20	—
4 ^o stade	25	—
5 ^o à 7 ^o stades larvaires	30-35	—
Imago	40	—

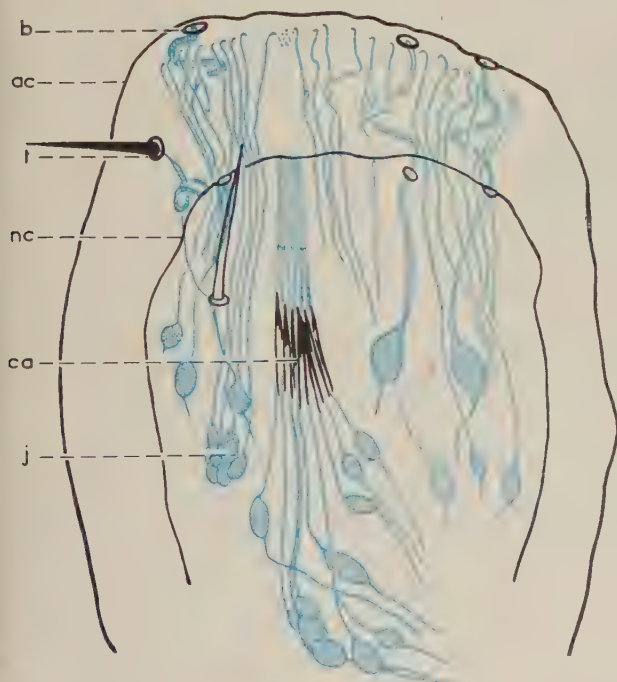


Fig. 3. — Les principales terminaisons nerveuses de la face antérieure du pédicelle antennaire de la larve de *Calotermes flavicollis* au cours d'une exuviation. Larve en 6^e mue.

ac, ancienne cuticule ; b, sensilla basiconica ; ca, organe chordotonal du pédicelle ; nc, nouvelle cuticule ; j, organe de Johnston ; t, sensilla trichodea.



Fig. 2. — Mode d'attache du filament terminal des clous scolopaux de l'organe de Johnston sur la cuticule articulaire de pédicelle.

Contrairement à ce qui se passe pour d'autres organes sensoriels, il n'y a aucune augmentation brusque importante du nombre des clous scolopaux des organes chordotonaux, soit au cours de la vie nymphale, soit à la mue imaginale. Il est même assez difficile de trouver une figure nette d'augmentation de ce nombre au cours des mues. Ceci provient sans doute de la rapidité avec laquelle se fait cette augmentation. Néanmoins, chez une larve en cinquième mue (passage du 5^e au 6^e stade), nous avons observé dans l'organe de Johnston deux cellules nerveuses acco-

lées prolongées par deux terminaisons étroitement serrées l'une contre l'autre, particulièrement au niveau des clous scolopaux (fig. 4). Les filaments distaux avaient des insertions proches mais distinctes. Nous pensons que la multiplication des clous scolopaux est due le plus souvent à une duplication de terminaisons nerveuses préexistantes : ceci se produirait lors de la préparation d'une mue. Nous avons déjà montré des phénomènes analogues pour d'autres sensilles de *Calotermes flavicollis*.

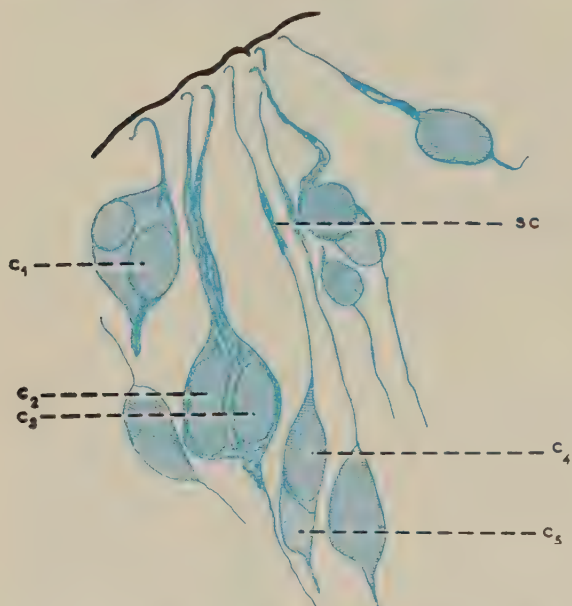


Fig. 4. — Duplication de terminaisons nerveuses au cours de la 5^e mue d'une larve de *Calotermes flavicollis*.

c₁, cellule nerveuse de l'organe de Johnston ; c₂ et c₃, cellules nerveuses accolées, probablement issues d'une seule cellule préexistante ; c₄, cellule nerveuse de l'organe de Johnston ; c₅, cellule névrilemmatique ; sc, corps scolopal.

L'organe de Johnston présente une particularité importante au point de vue morphologique : les filaments terminaux des clous scolopaux sont rejetés avec l'ancienne cuticule au cours de l'exuviation. Pour les autres organes chordotonaux, la séparation se fait au point d'insertion des clous sur la cuticule. Pour l'organe de Johnston, elle se produit dans la région apicale du clou lui-même. Ceci sépare l'organe de Johnston des autres organes chordotonaux, mais le rapproche des terminaisons dans les autres sensilles externes (DENIS, 1956). SNODGRASS exprime la même opinion dans son *Traité de Morphologie de l'Insecte*.

Comme on attribue actuellement à l'organe de Johnston un grand rôle dans la perception de certains stimuli mécaniques, il nous semble important de préciser que cet organe reçoit son innervation de deux branches symétriques du nerf antennaire (possibilité de comparer dans le temps les excitations reçues au cours du balancement du fouet antennaire) ; il est également important de savoir que cet organe existe déjà chez les larves néonates et qu'il persiste avec le même plan au cours des mues ; seul le nombre des clous scolopaux varie, grâce sans doute à une duplication d'éléments préexistants. Sans généraliser outre mesure, qu'il nous soit permis de dire que ceci est probablement valable pour de nombreux Insectes ; les recherches de M^{me} URVOY (1956) l'ont, en tout cas, confirmé pour plusieurs Phasmides.

Summary.

In antennæ of Termites there are 3 groups of sense organs:—the chordotonal organ of the scapus;—the chordotonal organ of pedicellus; the Johnston's organ.

Their structures are always the same during ontogenesis; the number of scolops increases slowly. Johnston's organ however distinguishes of the other in course of moulting but its modifications are very similar in structure to these of sensilla trichodea.

Zusammenfassung.

Bei den Antennen der Termiten sind 3 Gruppen von Sinnesorganen feststellbar: das Chordotonal Organ des erstens Gliedes; das Chordotonal Organ des zweites Gliedes; das Johnston'sche Organ.

Diese Struktur bleibt während der ganzen Ontogenese dieselbe; die Anzuhl der Scolopidialen Nägel steigt langsam an. Das Johnston'sche Organe hingegen insicht davon im Laufe der Häutungen ab, trotzdem seine Modificationen beim Häutungs denen der sensilla trichodea gleichen.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE.

1956. DENIS (C.). — Contribution à l'étude topographique et cytologique des sensilles externes des pattes de *Calotermes flavicollis* Fab. au cours de l'ontogenèse sensorielle nerveuse (*Insectes sociaux*, sous presse).
1855. JOHNSTON (H.). — Auditory apparatus in the *Culex* mosquito (*Quart. J. Micr. Sc.*, **3**, 97-102).
1929. NOYES (B.). — The peripheral sense organs in the Termite *Termopsis angusticollis* Hagen (*University of California Publications in Zoology*, **33**, 259-279).
1950. RICHARD (G.). — Le phototropisme des Termites en rapport avec leur anatomie sensorielle (*Ann. Sc. Nat. Zool.*, **12**, 487-603).
1935. SNODGRASS (R. E.). — *Principles of Insect Morphology*, New York, London, Mac Graw Hill Book.
1956. URVOY (J.). — Contribution à l'étude de l'ontogenèse de l'organe de Johnston chez les Phasmides (*Bulletin de la Société scientifique de Bretagne*, sous presse).
-

CONTRIBUTION A LA PSYCHOPHYSIOLOGIE DE L'ÉLEVAGE DES REINES CHEZ LES ABEILLES (1)

par

Maurice VUILLAUME

[Chargé de recherches au C. N. R. S.
Station de Recherches apicoles de Bures-sur-Yvette (Seine-et-Oise).]

INTRODUCTION

L'élevage artificiel des reines constitue une pratique connue de longue date par les apiculteurs. Un très grand nombre de méthodes ont été préconisées dont on trouvera le détail dans les livres techniques. Elles se ramènent toutes, ou presque, à prélever une très jeune larve dans une cellule d'ouvrière et à l'introduire dans une cupule de cire élargie, de dimensions approximativement voisines de celles d'une cellule royale. La cupule est ensuite introduite dans une ruche orpheline, et les Abeilles acceptent une partie des cupules, y dégorgent de la gelée royale et poursuivent l'élevage jusqu'à la fin. Si les praticiens ont une bonne connaissance empirique de la marche à suivre pour obtenir des résultats acceptables, il n'existe, à ma connaissance, aucune étude méthodique de cette série de phénomènes où le comportement des ouvrières peut être analysé sans peine. C'est ce que j'ai voulu tenter dans ce mémoire.

VOCABULAIRE TECHNIQUE UTILISÉ

Les termes suivants sont employés couramment par les apiculteurs. C'est pourquoi nous les avons maintenus dans notre texte.

Starter : ruchette d'acceptation ; essaim d'Abeilles sans reine placé dans une ruchette (terme technique : « paquet »).

Finisseur : très forte ruche où la reine est confinée d'un seul côté à l'aide d'une grille qui ne lui permet pas le passage, mais laisse passer les ouvrières.

Greffage des larves : transposition des larves des cellules naturelles (rayons) dans les cupules servant à l'élevage des reines.

Cupules : ébauches artificielles de cellules royales.

(1) Mémoire déposé en 1956.

Acceptations ou acceptées : une larve ou une cupule est dite acceptée si le paquet d'Abeilles a amorcé l'élevage royal de la larve. La cupule contient alors, à la sortie du starter, une *larve vivante* reposant sur une petite quantité de gelée royale. La cupule a été travaillée et rattachée au support par des contreforts de cire.

Cellules finies ou terminées : ce sont les cellules dont la larve a été élevée jusqu'aux abords de la nymphose, par les Abeilles du finisseur.

Au cours de ces expériences, les cupules greffées sont d'abord introduites dans le starter, où elles sont acceptées, puis retirées et introduites dans la partie sans reine du finisseur. Le dégorgement de gelée y est achevé et l'élevage poursuivi, en cas de besoin, jusqu'à l'operculation. On trouvera plus loin d'autres détails sur le starter et le finisseur.

TECHNIQUE D'ÉLEVAGE

Nous nous sommes servis d'une méthode d'élevage de reines très utilisée par les producteurs de gelée royale. Comme eux, nous avons interrompu volontairement celui-ci au cours du troisième jour suivant l'introduction des larves dans les ruchettes d'acceptation. Le développement larvaire est alors suffisamment avancé pour permettre d'interpréter les résultats. Les larves étaient âgées d'environ six jours (trois pour le stade œuf, trois pour la période larvaire). Nous choisissons pour le greffage des larves les plus petites que nous puissions trouver. Elles avaient toujours moins de vingt-quatre heures de vie larvaire.

Le starter (ruchette d'acceptation ; paquet d'Abeilles sans reine).

Un cadre portant un nombre variable de baguettes (2 à 4), porteuses elles-mêmes d'un nombre variable de cupules (20 à 50) (photo n° 1), est

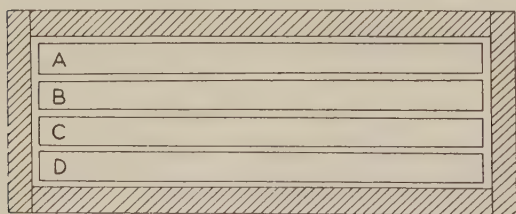


Fig. 1. — La ruchette d'acceptation (starter).

Disposition des cadres : A, cadre nourrisseur ; B, cadre de couvain operculé (abeilles naissantes) ; C, cadre porte-cellules ; D, cadre de couvain operculé ; TV, trou de vol.

placé, aussitôt après le greffage des larves, dans une ruchette d'acceptation (fig. 1). Les ruchettes utilisées pouvaient contenir quatre cadres Dadant (un cadre nourrisseur, un cadre de miel, un cadre porte-cellules et un second cadre de miel et pollen). Cette ruchette d'acceptation est peuplée d'un pa-

quet d'Abeilles sans reine, d'un poids variant de 1 kg à 1,500 kg, prélevé dans une forte ruche munie de couvain naissant. Les larves déposées dans les cellules artificielles sont placées dans la ruchette

d'acceptation au moins trois heures après l'introduction des Abeilles dans la ruchette. Nous avons amélioré progressivement cette technique pour aboutir à des ruchettes d'acceptation permanentes (VUILLAUME).

La ruchette étant ouverte, les butineuses travaillent librement et rapportent à la ruche le pollen et le nectar nécessaires.

Le finisseur (fig. 2).

Les larves greffées ayant passé vingt heures environ dans la ruchette d'acceptation sont retirées de celle-ci et placées dans une ruche finisseuse (ou finisseur, ou *finisher*).

A ce moment, un certain pourcentage des larves a été abandonné. Il reste ce que nous appelons *les cellules ou larves acceptées* (photo n° 1). L'élevage de ces larves va être continué dans le finisseur, avec, ici encore, une certaine proportion de refusées.

Il est constitué par une ruche ordinaire ou, mieux, par une ruche plus grande. Nous avons travaillé avec des ruches Dadant pouvant contenir 12 ou 17 cadres. Elles sont divisées en deux parties par une grille à reine : la partie la plus petite contient un cadre de miel, un cadre de couvain non operculé, le cadre porte-cellules et un second cadre de couvain, operculé ou non.

Les cellules à terminer sont introduites dans cette partie orpheline ; la reine pond normalement dans

l'autre partie du finisseur. La présence de couvain non operculé à proximité des cellules à terminer est indispensable au bon fonctionnement du finisseur. Il a pour but d'attirer dans cette partie contenant l'élevage royal une quantité d'Abeilles importante.

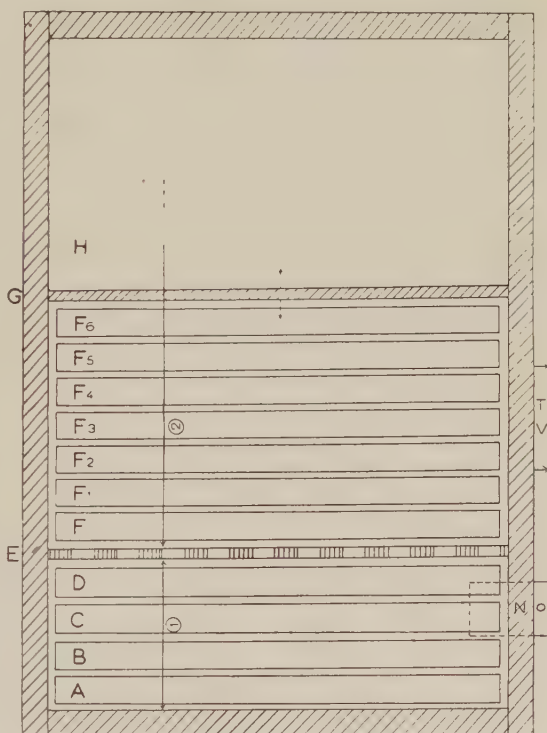


Fig. 2. — Le finisseur. Disposition intérieure.

1, partie orpheline ; 2, partie renfermant la reine ; A, cadre de miel ; B, cadre de jeune couvain non operculé ; C, cadre porte-cellules ; D, cadre de couvain operculé ou non ; E, grille à reine ; F, F₁..., cadres dans lesquels pond la reine ; G, partition.

VARIATION DU DIAMÈTRE DES CELLULES

Ce n'est pas involontairement que nous avons pris, au cours de notre premier essai, un calibre de diamètre plus grand que le diamètre normal des cellules artificielles. Un producteur de gelée royale a utilisé avant nous avec succès des cupules de 9,5 mm de diamètre. Il obtenait des résultats satisfaisants aux acceptations et, en général, ses cellules terminées renfermaient davantage de gelée royale.

Ce facteur n'a pas été étudié jusqu'à présent pour les cellules de reines, mais il l'a été par divers auteurs pour les cellules d'ouvrières, en vue d'augmenter la taille des Abeilles. Des résultats intéressants ont d'ailleurs été obtenus. La profondeur des cellules n'a pas d'importance, seule compte la largeur [MIKHAILOV, 1927]. « Cela est en rapport avec les recherches du célèbre apiculteur belge BAUDOUX, que connaissent tous les apiculteurs. Il présentait des cires gaufrées de cellules plus grandes que la normale à ses Abeilles et obtenait un accroissement notable de la taille des ouvrières » [CHAUVIN, 1950].

En étudiant le comportement des Abeilles devant les cellules royales artificielles de diamètre normal, et d'un diamètre plus grand, nous n'avons pas prolongé nos élevages jusqu'à l'éclosion des reines et ne connaissons pas les répercussions de ces conditions d'élevage sur leur taille. Nous aurions dû pour cela immobiliser un trop grand nombre de ruches. Nous nous proposons de reprendre ce problème particulier dont l'intérêt pratique est peut-être considérable. Nous nous sommes contentés de peser la gelée royale emmagasinée dans les deux cas : cellules larges et cellules normales, et de comparer les pourcentages d'acceptation dans les deux cas. Nous n'avons utilisé que deux tailles ; il y aurait lieu de rechercher aussi ce qu'auraient donné des cellules plus petites, et tous les termes de transition.

Pour étudier l'action du diamètre des cellules, nos cupules étaient moulées à partir de la même cire, afin d'éliminer les facteurs qui peuvent dépendre de celle-ci. Le facteur « position dans le starter ou le finisseur » et les facteurs propres à la ruche ont été éliminés en plaçant les cupules en compétition sur les mêmes baguettes, en alternant leur position par rapport au côté cadre nourrisseur dans le starter, ou au côté grille à reine dans le finisseur. Nous reproduisons ci-dessous dans le tableau I les pourcentages des acceptations (dans les starters) et les pourcentages des finitions.

Ces chiffres sont significatifs et font apparaître un fait très important : la ruchette d'acceptation et le finisseur ne se comportent pas de la même manière au cours d'un élevage de reine, sinon les cellules acceptées seraient toutes terminées. Ceci est très net avec les cellules normales (petit diamètre), où 68 % des cellules greffées sont acceptées, tandis que 31 % seulement sont terminées. Nous reviendrons ultérieurement sur cette différence entre le paquet d'Abeilles et la ruche finisseuse.

TABLEAU I.

	GROSSES CELLULES.	PETITES CELLULES.	LONGUES.	COURTES.
Pourcentage d'acceptation par rapport aux cellules greffées.	47	68	48	31
Pourcentage de cellules terminées par rapport aux cellules greffées.	35	31	14	11
Pourcentage de cellules terminées par rapport aux cellules acceptées.	73	46	30	35
Nombre de cellules greffées pour produire 1 g de gelée royale.	11,3	14,2		
Nombre de cellules terminées pour produire 1 g de gelée royale.	3,9	4,4		

Pourcentage des acceptations dans les starters et pourcentage des finitions pour des cellules de 8 et 9 millimètres de diamètre (*à gauche*) et pour des cellules longues de 0,7 cm et 2 centimètres (*à droite*).

Si les cellules à petit diamètre sont bien admises par la ruchette d'acceptation (68 %) comparativement aux cellules à grand diamètre (47 %), nous notons une inversion nette à la finition (46 % pour les petites au lieu de 73 % pour les grandes cellules terminées par rapport aux cellules acceptées). La quantité de gelée déposée dans les grosses cellules terminées est plus grande que dans les petites. Si l'on ne tient pas compte du passage dans les starters, le même pourcentage des cellules, grosses et petites, est élevé par le finisseur, mais les grosses cellules renferment davantage de gelée. Quelles répercussions peut-on observer sur les reines qui en proviennent ? C'est ce problème important que nous avons soulevé précédemment et que nous soulèverons encore ultérieurement. Il est d'un intérêt scientifique et pratique très important, et peut jouer un grand rôle dans la sélection des Abeilles.

EFFET DE LA PROFONDEUR DES CELLULES

Nous avons vu précédemment que la profondeur des cellules d'ouvrières ne jouait aucun rôle dans les variations de la taille des Abeilles (MIKHAILOV) ; cette profondeur joue-t-elle un rôle dans les acceptations

des cellules royales ? Nous avons essayé de le voir en greffant des larves dans des cupules de 8,5 mm de diamètre, d'une longueur de 0,7 cm et 2 cm. Ces cupules étaient placées en compétition sur les mêmes baguettes et faites de la même cire. Nous figurons dans le tableau I les résultats obtenus avec ces cupules.

Ils ne font apparaître aucune différence importante ; toutefois le starter accepte mieux les larves greffées dans des cellules profondes (48 % au lieu de 31 %).

FORME DES CUPULES (Tableau II et Graphique n° 1).

CELLULES HEXAGONALES

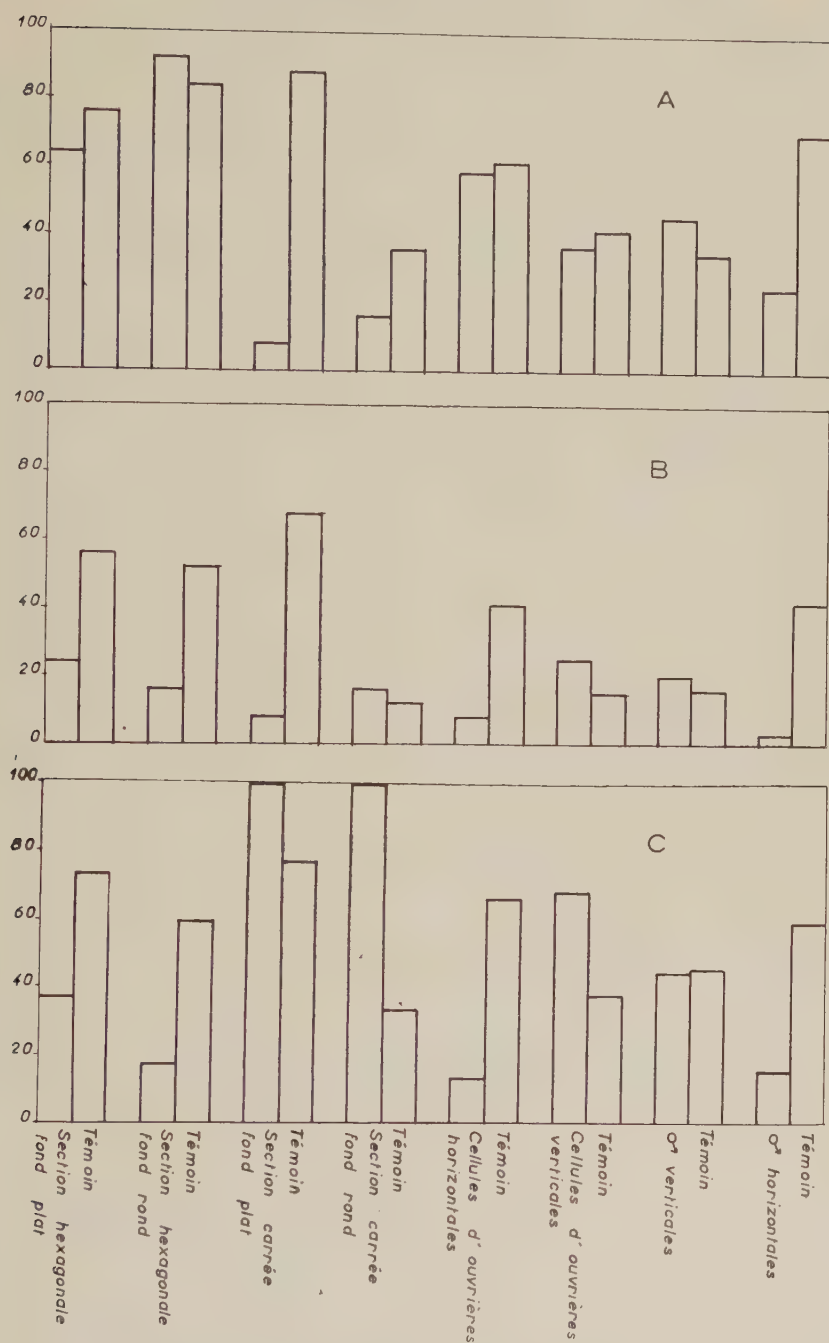
Une ruche rendue orpheline élève une reine à partir d'une larve éclosée dans une cellule hexagonale d'ouvrière. Cette forme hexagonale initiale est vite modifiée pour aboutir à la cellule royale naturelle, ronde à l'intérieur et à l'extérieur et qui, placée verticalement, l'ouverture dirigée vers le bas, fait saillie hors des rayons. La forme ronde pour un élevage de reines semble être de rigueur. Comment se comportent des Abeilles devant les cellules artificielles de section hexagonale ? Nous avons fabriqué de telles cellules à fond rond et d'autres à fond plat. Nous pensions que les Abeilles du starter transformeraient celles-ci immédiatement pour les arrondir et en faire des cellules ressemblant aux cellules naturelles. Il n'en est rien. Est-ce parce que leur diamètre, plus grand que celui des alvéoles naturelles d'ouvrières, convient mieux à l'élevage des larves de reines ? Nos cellules avaient 3,5 mm d'apothème au lieu de 2,5 pour les cellules de rayons.

Nous avons placé dans un starter des cellules hexagonales à fond plat et des cellules artificielles normales. Parmi les hexagonales, 64 % ont été acceptées et 24 % terminées, pour 76 % acceptées et 56 % terminées parmi les cellules normales (tableau II).

Ici encore, le starter accepte beaucoup mieux les cellules hexagonales que le finisseur. Avec des cellules hexagonales à fond rond, nous avons obtenu les résultats suivants (voir tableau).

Nous retrouvons les résultats obtenus jusqu'à présent : le starter prend en élevage un pourcentage de larves toujours plus élevé que le finisseur.

La qualité du fond (plat ou rond) semble jouer un rôle non négligeable. Si le starter accepte convenablement les larves des cellules à fond plat (64 %), il préfère de beaucoup celles à fond rond (92 %). A la finition, cette préférence demeure : 17 % terminées pour les cellules à fond plat au lieu de 37 %. Nous avons travaillé sur de petits nombres (25 cupules pour chaque catégorie) ; les chiffres obtenus sont toutefois significatifs puisque nous comparons les résultats avec des cellules normales à ceux obtenus avec des cellules expérimentales placées en compétition avec les premières dans la même ruche et au même moment.



Graphique n° 1 : Forme et position des cellules.

- A. Pourcentage de cellules acceptées par rapport au nombre de cellules greffées.
 B. Pourcentage de cellules terminées par rapport au nombre de cellules greffées.
 C. Pourcentage de cellules terminées par rapport au nombre de cellules acceptées.

TABLEAU II.

NATURE DES CUPULES.	CUPULES EN EXPÉRIENCES.			TÉMOIN (CUPULES NORMALES).		
	% accep. gref.	% term. gref.	% term. accep.	% accep. gref.	% term. gref.	% term. accep.
Cellules à section hexagonale à fond plat.	64	24	37	76	56	73
Cellules à section hexagonale à fond rond.	92	16	17	84	52	59
Cellules à section carrée à fond plat.	8	8	100	88	68	77
Cellules à section carrée à fond rond.	16	16	100	36	12	33
Cellules d'ouvrières horizontales.	28 59	23 8	82 13	Sans 62	compétition. 41	66
Cellules d'ouvrières verticales.	37 56	25 15	68 26	42 Sans	15 compétition.	37
Cellules de mâles verticales.	46	20	44	35	16	45
Cellules de mâles horizontales.	25 6	3 25	15 2	71 Sans	42 compétition.	59

Tableau récapitulatif des résultats obtenus avec des cupules de formes diverses, comparées à des cupules normales.

CELLULES A SECTION CARRÉE

Approfondissant cette étude de l'action de la forme des cellules, nous avons remplacé les cellules hexagonales par des cellules à section carrée, de 8 mm de côté, à fond plat et ensuite à fond rond.

Ces cellules carrées sont nettement moins bien acceptées que les cellules hexagonales, surtout quand elles ont le fond plat. Toutefois, elles peuvent être terminées sans modification de leur forme. De telles cellules sont allongées et arrondies dans la partie surajoutée par les Abeilles, mais le fond reste plat et la section carrée.

CELLULES DÉCOUPÉES DANS LES RAYONS

Cellules d'ouvrières (tableau n° II).

Au cours d'un élevage de reines dans des cellules artificielles, nous avons vu que le starter n'élève qu'un certain pourcentage des larves qui lui sont présentées et, parmi celles-ci, le finisseur en abandonne encore une partie; pourquoi ces larves abandonnées ne sont-elles pas élevées au moins avec les soins apportés aux larves d'ouvrières, pour en faire, non pas des reines, mais des ouvrières? C'est un problème que nous avons essayé de résoudre sans y parvenir. Nous ne pouvons admettre que les larves abandonnées ont été traumatisées au cours de manipulations, soit par le crochet servant à leur transposition des rayons dans les cellules artificielles, soit par des facteurs physiques tels que la température. Au cours de la même journée, pour des larves ayant subi les mêmes traitements, le pourcentage des cellules terminées varie, suivant les ruches, de 10 à 80 % et davantage, et ce sont toujours les mêmes ruches qui fonctionnent bien ou qui fonctionnent mal. Le facteur traumatisme doit donc être éliminé.

Nous avons alors pensé que des larves placées dans des cellules rondes d'un diamètre plus grand que le diamètre des alvéoles d'ouvrières, et d'une forme différente, ne se trouvaient pas dans les mêmes conditions que les larves laissées dans les cellules hexagonales naturelles : les larves d'un cadre entier sont très bien élevées par les Abeilles d'un starter, de même qu'elles le sont par celles d'un finisseur ou d'une ruche normale et dans les mêmes proportions, c'est-à-dire 100 %.

Pour éliminer ce facteur « forme des cellules », nous avons greffé des larves dans des alvéoles naturelles d'ouvrières, en les plaçant soit verticalement, l'ouverture dirigée vers le bas, soit horizontalement, comme elles le sont dans la ruche. Dans aucun cas, la totalité des larves n'est élevée et, si elles ne sont pas nourries pour devenir une reine, les larves sont abandonnées. Il y a là un point délicat que nous n'avons pu éclaircir. Voici les résultats obtenus pour les différents cas envisagés :

a) *Cellules d'ouvrières placées horizontalement.* — Mises en compétition avec des cellules royales artificielles dont l'ouverture était dirigée vers le bas, les cellules d'ouvrières horizontales, position normale dans la ruche, sont acceptées dans de bonnes proportions par le starter (55 p. 100), mais le finisseur abandonne de nombreuses larves pour n'en élever que 13 %, tandis qu'il termine 41 % des cellules artificielles, peut-être parce qu'elles sont verticales. Les cellules acceptées par le starter sont transformées en ébauche de cellules royales exactement comme elles le sont dans une ruche au cours d'un orphelinage.

Nous avons également greffé des larves dans un rayon de cellules d'ouvrières *sans les mettre cette fois en compétition* avec des cellules artificielles. 28 % ont été acceptées dans le starter et 23 % des cellules greffées sont terminées par le finisseur.

La proportion des finitions par rapport aux acceptations est supérieure à celle observée précédemment (82 % au lieu de 41 %). On peut en conclure que les Abeilles préfèrent les cupules artificielles aux alvéoles normales d'ouvrières, mais qu'elles peuvent toutefois entreprendre un élevage de reine avec de telles cellules. Nous n'avons jamais retrouvé de trace des larves abandonnées. Elles se trouvaient cependant exactement dans les mêmes conditions et positions que dans la ruche.

b) *Cellules d'ouvrières placées verticalement.* — La position des cellules semble jouer un rôle important dans la finition. Quand elles sont placées en compétition avec des cellules artificielles, l'ouverture dirigée vers le bas, le pourcentage des cellules terminées par rapport aux cellules acceptées est supérieur dans le cas des rayons découpés. Placées seules dans une ruche où nous avons greffé 60 larves, elles sont bien acceptées par le starter (56 %), mais mal terminées (15 % par rapport aux cupules greffées et 26 % par rapport aux cellules acceptées). Il existe donc des facteurs dépendants de la ruche sur lesquels nous reviendrons et qui, ici, jouent un rôle important si on compare ces résultats avec ceux obtenus dans le cas de la compétition. Dans ce dernier cas, les cellules acceptées sont très bien terminées (68 % pour 37 % des cellules artificielles). Les larves occupent ici une position normale pour des reines d'Abeilles, l'ouverture de la cellule verticale, dirigée vers le bas.

Cellules de mâles (tableau n° II).

Les cellules d'ouvrières qui seront transformées en cellules royales sont d'abord élargies considérablement. Nous avons pensé faciliter ces modifications en greffant les larves, non plus dans des cellules d'ouvrières, mais dans des cellules de mâles. (Les éleveurs de reines utilisant des fragments de rayons améliorent l'élevage en agrandissant les cellules destinées à être élevées, à l'aide d'un élargisseur. Il y aurait lieu de voir quel est le pourcentage des larves acceptées parmi celles dont la cellule a été agrandie.)

a) *Cellules de mâles placées horizontalement.* — Celles-ci sont plus mal acceptées que les cellules d'ouvrières placées de la même manière, en compétition avec des cellules artificielles ou seules. Les finitions sont alors très mauvaises (3 % contre 42 % des cellules artificielles).

b) *Cellules de mâles placées verticalement.* — Comme pour les cellules d'ouvrières, celles placées verticalement sont mieux acceptées et mieux terminées. Il semble que la position verticale, position normale des cellules royales, soit la plus favorable à l'élevage des reines par les Abeilles. Cette position est d'ailleurs toujours utilisée par les producteurs de gelée royale et par les éleveurs de reines.

Nous avons fait la même expérience en plaçant les cellules directement dans une ruche privée de sa reine : sur 30 cellules de mâles, en position verticale, pendante, aucune n'a été terminée, alors que 38 cellules artifi-

cielles sur 100 l'ont été. Si la position des cellules joue un rôle important, il en est donc de même de leur forme.

ORIENTATION DES CELLULES ARTIFICIELLES

Les cellules artificielles nous donnent des résultats semblables à ceux obtenus avec les cellules naturelles, ces derniers étant toutefois beaucoup plus nets. *Le pourcentage d'acceptation est très faible pour les cellules placées horizontalement et les finitions presque nulles.* Dans ce cas, les cellules terminées sont recourbées vers le bas en trompe d'éléphant, de manière à les rapprocher des cellules naturelles. Présentées seules, elles sont assez bien acceptées par le starter (50 %), mais toutes refusées à la finition. En compétition, 3 % seulement sont terminées, contre 28 % quand elles sont dirigées vers le bas.

En récoltant un essaim établi dans une cheminée, nous avons été surpris de trouver, au-dessous de tous les rayons verticaux, un rayon horizontal, garni en dessous et au-dessus de couvain operculé. Que devient un élevage de reine *quand les cupules s'ouvrent vers le haut ?* Nous avons retrouvé ici la différence qui existe entre starter et finisseur : 36 % ont été acceptées par le starter et toutes abandonnées à la finition. Nous avons placé ces cellules en compétition avec des cellules placées normalement, dont 75 % des cellules greffées ont été acceptées et 60 % terminées. Ces quelques expériences nous montrent l'importance de la position de la cellule dans un élevage de reine. *La position adoptée par les Abeilles dans leur comportement normal semble être la position la plus favorable.*

ESPACE ENTRE LES CELLULES

DELPÉRÉE préconise un espacement de 20 mm entre les cellules ; à cette distance, dit-il, les Abeilles ne soudent pas les cellules entre elles.

Dans une ruche, une colonie qui remplace sa reine en élève souvent plusieurs dans des cellules qui se touchent. D'autres cellules royales peuvent être dispersées sur plusieurs cadres de couvain, à des distances très variables.

Pour étudier l'action de la distance entre les cellules dans un élevage de reine, nous avons placé des cellules à 3 cm, 2,5 cm, 2 cm, 1,5 cm et 0,8 cm (distance entre les centres).

Nous figurons dans le tableau n° III les résultats obtenus dans les différents cas. Comme pour les expériences précédentes, nous avons éliminé les facteurs position dans la ruche, dans la ruchette d'acceptation sur le cadre... dont nous avons parlé, en greffant nos cellules en expériences, soit sur la moitié de la longueur des baguettes (deux demi-rangées), soit sur un côté de la baguette (une rangée complète) ; dans l'autre moitié, nous

TABLEAU III.

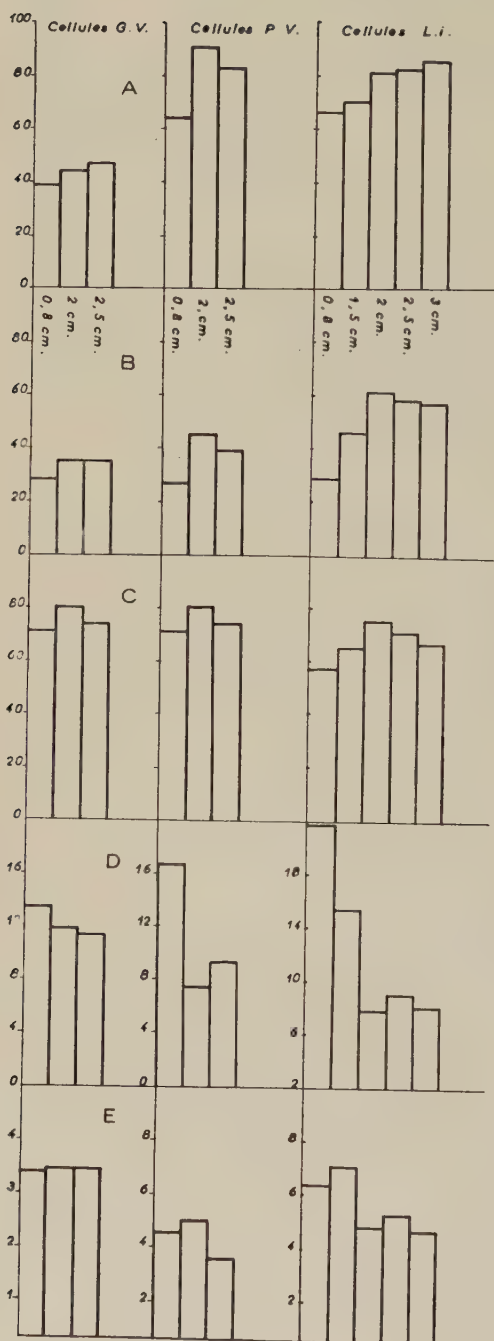
		Cellules à espacement indiqué dans la colonne de gauche.	Cellules à espacement normal.
Cellules Li à 2 cm.	Pourcentage de cellules acceptées par rapport aux cellules greffées.	81	86
	Pourcentage de cellules terminées par rapport aux cellules greffées.	61	61
	Pourcentage de cellules terminées par rapport aux cellules acceptées.	75	70
	Nombre de cellules greffées pour faire 1 gramme de gelée royale.	8	9,5
	Nombre de cellules terminées pour faire 1 gramme de gelée royale.	4,8	5,8
Cellules Li côte à côte sur 2 demi- rangées.	Pourcentage de cellules acceptées par rapport aux cellules greffées.	64	76
	Pourcentage de cellules terminées par rapport aux cellules greffées.	54	55
	Pourcentage de cellules terminées par rapport aux cellules acceptées.	84	72
	Nombre de cellules greffées pour faire 1 gramme de gelée royale.	12	8,3
	Nombre de cellules terminées pour faire 1 gramme de gelée royale.	6,9	4,6
Cellules Li côte à côte sur 1 rang.	Pourcentage de cellules acceptées par rapport aux cellules greffées.	66	63
	Pourcentage de cellules terminées par rapport aux cellules greffées.	29	44
	Pourcentage de cellules terminées par rapport aux cellules acceptées.	44	70
	Nombre de cellules greffées pour faire 1 gramme de gelée royale.	21,9	13
	Nombre de cellules terminées pour faire 1 gramme de gelée royale.	6,4	5,8
Cellules PV côte à côte.	Pourcentage de cellules acceptées par rapport aux cellules greffées.	63	81
	Pourcentage de cellules terminées par rapport aux cellules greffées.	26	39
	Pourcentage de cellules terminées par rapport aux cellules acceptées.	42	47
	Nombre de cellules greffées pour faire 1 gramme de gelée royale.	17	9

TABLEAU III (suite).

		Cellules à espacement indiqué dans la colonne de gauche.	Cellules à espacement normal.
Cellules PV à 2 cm.	Pourcentage de cellules acceptées par rapport aux cellules greffées.	90	75
	Pourcentage de cellules terminées par rapport aux cellules greffées.	45	37
	Pourcentage de cellules terminées par rapport aux cellules acceptées.	50	50
	Nombre de cellules greffées pour faire 1 gramme de gelée royale.	7,6	13
Cellules GV côte à côte.	Pourcentage de cellules acceptées par rapport aux cellules greffées.	39	48
	Pourcentage de cellules terminées par rapport aux cellules greffées.	28	37
	Pourcentage de cellules terminées par rapport aux cellules acceptées.	71	78
	Nombre de cellules greffées pour faire 1 gramme de gelée royale.	13	10
Cellules GV à 2 cm.	Pourcentage de cellules acceptées par rapport aux cellules greffées.	44	47
	Pourcentage de cellules terminées par rapport aux cellules greffées.	35	35
	Pourcentage de cellules terminées par rapport aux cellules acceptées.	80	74
	Nombre de cellules greffées pour faire 1 gramme de gelée royale.	11	10

placements des cellules à un intervalle que nous appelons normal (16 ou 17 cellules réparties sur 38 cm). Le tableau reproduit les résultats obtenus dans les mêmes ruches, sur les mêmes baguettes, pour les cellules en expérience et pour celles à intervalle normal. Pour cette expérience, trois sortes de cupules ont été utilisées : deux en cire de récupération de rayons, mais avec deux diamètres différents (8 et 9 mm); nous les appellerons PV et GV; l'autre, de récupération de débris de cire (fragments de cire gaufrée, morceaux de rayons de hausses ou de corps de ruches, cire d'opercules). Ces dernières cellules, moulées depuis deux ans, n'étaient pas jaunes comme les premières, mais brunes et avaient 8 mm de diamètre. Nous les appellerons cellules Li.

Envisageons d'abord le cas de ces cellules Li, placées côte à côte et à 2 cm.



Elles nous donnent des résultats très satisfaisants à l'acceptation et à la finition. Il suffit de 4,8 cellules terminées ou 8 greffées pour produire 1 g de gelée royale. 61 % des cellules greffées sont terminées. Les mêmes cellules, placées à intervalles normaux, sont terminées dans les mêmes proportions (61 %), mais il faut davantage de cellules greffées (9,5) et terminées (5,8) pour produire 1 g de gelée.

Les cellules placées côte à côte (2 demi-rangées sur une demi-baguette) sont assez bien acceptées et terminées quant au nombre. On trouve cependant de grandes variations parmi le pourcentage des acceptations et surtout des finitions. Quant à la teneur en gelée royale, elle varie de 0,025 à 0,2 g par cellule. Les cellules correspondantes, placées à intervalles normaux, sont terminées dans les mêmes proportions (54 % des cellules greffées) mais renferment davantage de gelée (4,6 cellules terminées et 8,3 greffées, pour produire 1 g de gelée). De plus, on note une plus grande régularité dans les acceptations, dans les finitions et dans la teneur en gelée royale. Les cellules en contiennent de 0,270 à 0,183 g. Pour les cellules placées sur un rang, voisines

Graphique n° 2 : Résultats obtenus avec des cellules à espacements divers.

A. Pourcentage des cellules acceptées par rapport au nombre de cellules greffées.

B. Pourcentage des cellules terminées par rapport au nombre de cellules greffées.

C. Pourcentage des cellules terminées par rapport au nombre de cellules acceptées.

D. Nombre de cellules greffées pour produire 1 gramme de gelée royale.

E. Nombre de cellules terminées pour produire 1 gramme de gelée royale.

des cellules à intervalles normaux, nous retrouvons la même différence entre starter et finisseur : 70 % des cellules acceptées sont terminées quand elles sont à espacement normal, tandis que 47 % seulement le sont quand les cellules se touchent. Il nous faut cette fois 21,9 cellules greffées pour produire 1 g de gelée.

Les résultats obtenus avec les cellules Li placées à 1,5 cm, 2,5 et 3 cm sont reportés dans le même tableau n° III et sur le graphique n° 2. Nous voyons sur ce dernier que ce n'est pas au hasard que DELPÉRÉE préconise le chiffre 2 cm. C'est celui qui nous donne partout les meilleurs résultats. Les pourcentages d'acceptations, de finitions atteignent leur maximum et les cellules terminées renferment davantage de gelée royale (4,8 cellules pour produire 1 g). C'est aussi à cet écartement qu'il nous faut le moins de cellules greffées pour produire la même quantité de gelée royale (7,9 cellules pour 1 g).

Pour cette étude de l'espacement des cellules, nous avons utilisé une autre qualité de cire et fait des expériences semblables pour deux espacements seulement : 2 cm et cellules jointes, en compétition avec des cellules à espacement normal. Le tableau n° 3 rapporte les résultats obtenus avec les cellules Li et ces cellules PV et GV dont nous avons donné les caractéristiques précédemment.

Ici encore, *les meilleurs résultats sont obtenus avec les cellules placées à 2 cm les unes des autres*. Nous retrouvons les faits observés avec les grosses cellules : les cellules terminées contiennent davantage de gelée. Ces deux facteurs : espacement et diamètre des cellules, semblent très importants dans l'élevage et la sélection des reines. Il est logique de penser que des larves mieux nourries donnent des reines plus grosses. C'est un point que nous nous proposons également d'éclaircir.

ACTION DU NOMBRE DE CELLULES PLACÉES DANS LE STARTER SUR LES ACCEPTATIONS (Tableau IV).

Le starter dépourvu de couvain peut prendre en élevage un nombre important de cellules royales. Le pourcentage des acceptations par rapport au nombre de larves greffées semble peu variable, du moins dans la limite des nombres que nous avons étudiés. En greffant de 70 à 90 larves par starter, le pourcentage des acceptations atteint 80,5, tandis qu'il est de 78 pour 90 à 110 larves et 77,2 pour 110 à 140 larves. Les chiffres que nous donnons ici correspondent à une période courte de l'année (première semaine de juin), pour éviter l'action des facteurs saisonniers. Ces chiffres de 70 à 140 correspondent à ceux pratiqués par les apiculteurs. Il serait intéressant de rechercher quelle est la quantité maximum de larves que l'on peut faire accepter à un starter, en conservant un pourcentage d'acceptation voisin de 80 %.

TABLEAU IV.

Nombre de cellules greffées.	70 à 90	90 à 110	110 à 140
Pourcentage d'acceptation.	80,5	78	77,2

Variations du pourcentage des acceptations en fonction du nombre de cellules greffées introduites dans le starter.

ACTION DU NOMBRE DE CELLULES ACCEPTÉES PLACÉES DANS LE FINISSEUR SUR LES FINITIONS (Tableau V)

a) *Pourcentage des finitions.* — Nous reproduisons sur la figure n° 3 (A) la courbe des finitions en fonction du nombre des cellules acceptées. 72 %

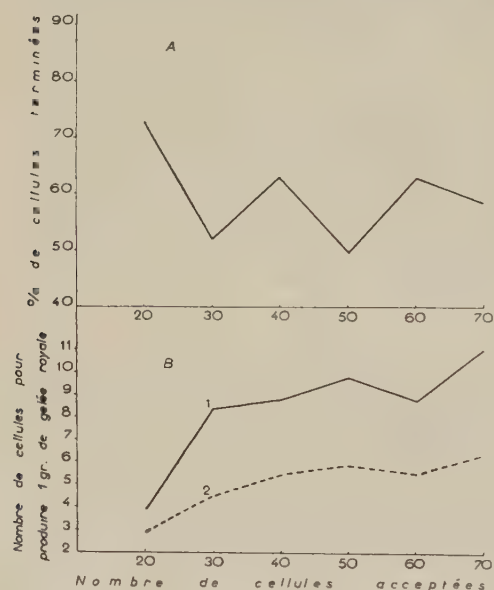


Fig. 3.

A, pourcentage des cellules terminées en fonction du nombre de cellules acceptées placées dans le finisseur ; B, production de gelée royale : 1° en fonction du nombre de cellules acceptées placées dans le finisseur ; 2° en fonction du nombre de cellules terminées.

de 4,3 g, alors qu'elle atteint 6,38 g pour 70 cellules. Mais la quantité de gelée est cependant beaucoup plus importante dans chaque cellule quand leur nombre (acceptées et terminées) est plus faible. Si nous plaçons dans

des cellules acceptées sont terminées quand on en place moins de 20 dans le finisseur, alors qu'il y en a de 50 à 60 % pour 30 à 70 cellules. Les variations observées dans les finitions ne sont pas régulières et il semble que la proportion des larves élevées ne dépend pas du nombre de larves acceptées présentées au finisseur, sauf quand ce nombre est petit (inférieur à 20).

b) *Production de gelée royale.* — La quantité de gelée royale dégorgée dans l'ensemble des cellules augmente avec le nombre de larves acceptées placées dans le finisseur (fig. 3 B, pointillés). Plus le finisseur a de larves acceptées à élever, plus il sécrète de gelée. Nous avons fait varier ces nombres de 20 à 70.

Pour 20 cellules acceptées, la quantité de gelée récoltée est

les finisseurs 20 cellules acceptées, il suffit de 2,86 cellules terminées ou 3,95 acceptées pour produire 1 g de gelée royale, alors qu'il en faut 6,43 terminées ou 11,05 acceptées quand on en place 60 et plus.

TABLEAU V.

Nombre de cellules acceptées introduites.	0 à 20	20 à 30	30 à 40	40 à 50	50 à 60	60 et plus
Poids de gelée royale.	4,3	3,15	4,22	4,72	6,23	6,38
Nombre de cellules terminées.	12,3	14,06	22,85	27,75	33,37	41,04

Production de gelée royale en fonction du nombre de cellules acceptées introduites dans le finisseur.

Il est logique de penser que dans une ruche il existe à tout moment une certaine quantité de gelée disponible ; cette quantité de gelée royale est fonction du nombre des nourrices. Les Abeilles la déposent dans peu ou beaucoup de cellules, de là la différence de teneur observée en fonction du nombre des cellules terminées.

Un nombre plus important de larves (60 et plus au lieu de 20) utilise, pendant la durée de l'élevage, davantage de gelée royale. Il est difficile et peut-être impossible de mesurer actuellement la quantité de gelée effectivement absorbée par les larves au cours de l'élevage. Ce n'est qu'à l'aide d'élevage *in vitro* que nous pourrions apprécier l'importance de cette consommation. Mais supposons que les Abeilles disposent d'une quantité A de gelée royale. Elles la répartissent entre 20 larves. Chacune en reçoit

$\frac{A}{20}$ si les Abeilles distribuent tout ce dont elles disposent (ce qui est impossible à vérifier). Si cette quantité est distribuée à 60, la part de chacune est de $\frac{A}{60}$, mais la consommation, si l'on admet que chaque larve consomme

a gramme de gelée royale, passe de $20a$ à $60a$. Il reste donc dans un cas $A - 20a = X$ et, dans l'autre, $A - 60a = Y$. Cette quantité Y devrait être beaucoup plus petite que X. La figure n° 4 montre qu'il n'en est rien. Les quantités distribuées sont donc différentes dans les deux cas, et, dans le cas des 60 larves, elle est beaucoup plus importante que dans le cas des 20 larves. Il reste à penser que cette différence de quantité est prélevée sur la ration destinée au jeune couvain d'ouvrières, mais il faudrait le vérifier ; nous pouvons retenir l'hypothèse d'une quantité de gelée existant à un moment déterminé dans la ruche et dont seule la répartition varie, avec une régulation d'après le nombre des larves. Une quantité plus ou moins grande est prélevée pour l'élevage des reines.

D'autre part, SHINIAEVA [1953] a observé que les larves destinées à donner des reines étaient mieux nourries en présence de couvain non operculé. Ceci explique qu'il faille placer un cadre de couvain dans le compartiment du finisseur où se trouvent les cellules royales. Il serait intéressant de rechercher aussi le nombre maximum de larves acceptées à placer dans le finisseur pour voir jusqu'où la sécrétion de gelée royale pourrait augmenter.

Ces données sont très importantes pour les éleveurs de reines et pour les producteurs de gelée royale. Un éleveur de reines aura intérêt, pour la qualité des sujets obtenus, à limiter le nombre des larves à moins de 40. En procédant ainsi, elles seront toujours plus abondamment nourries. Un producteur de gelée royale, au contraire, augmentera la production de ses ruches en augmentant le nombre de larves greffées dans ses élevages.

DELPÉRÉE constate que les reines sont plus petites et médiocres quand, dans un élevage, les nourrices terminent 50 cellules et plus.

ACTION DE LA POSITION DES CELLULES DANS LE STARTER SUR LES ACCEPTATIONS

a) *Hauteur de la baguette porte-cellules sur le cadre.* — Suivant la température, les apiculteurs préconisent de placer les cellules plus ou moins haut dans la ruche. Nous reviendrons ultérieurement sur le facteur météorologique. Nous allons d'abord nous occuper de la position de la baguette porte-cellules et des acceptations par rapport aux autres baguettes placées dans la même ruche. Quand nous plaçons dans les starters plusieurs baguettes porte-cellules, les larves se trouvent réparties différemment par rapport au milieu du nid à couvain. Cette différence de position n'influe nullement sur les acceptations. Nous comptons 78,2 % de larves acceptées à la baguette du haut, 77 % à celle du milieu et 78 % à celle du bas au cours de la première semaine de juin.

b) *Action de la proximité du couvain.* — Pour faire cette expérience, le cadre porte-cellules a été placé entre un cadre de miel et un cadre de couvain, en grande partie operculé. Nos baguettes porte-cellules étaient garnies de deux rangées de larves, l'une se trouvait du côté cadre de miel, l'autre du côté cadre de couvain. La *proximité* du couvain ne joue aucun rôle (bien que sa *présence* soit indispensable) et nous avons trouvé en cinq jours consécutifs 73,5 % d'acceptation du côté couvain pour 73 du côté miel.

ACTION DE LA QUALITÉ DE LA CIRE

Les résultats obtenus en étudiant l'action du diamètre des cellules sur l'élevage des reines nous ont prouvé que la qualité de la cire servant à faire les cupules jouait un rôle primordial. Nous avons alors entrepris son étude d'une façon rationnelle en mettant les cellules, seules ou en compétition,

sur la même baguette, et avons essayé de voir s'il existait dans la cire des facteurs d'acceptation ou d'inhibition de l'élevage des reines.

Les producteurs de gelée royale et les éleveurs de reines utilisent la cire d'opercules de préférence à toute autre cire pour les cupules artificielles. C'est cette même cire que DELPÉRÉE préconise. « La cire idéale à employer pour la fabrication des amorces est la cire d'opercules ou la cire blanche des rayons naturels neufs. » Il attache une grosse importance à la structure du bord de la cupule : « Les premières plongées du calibreur dans la cire fondue se font d'abord à 8 mm de profondeur, puis on enfonce le calibreur de moins en moins, jusqu'à 5 mm pour obtenir un bord d'amorce bien affiné... »

Nous avons essayé de vérifier ces données et de voir pourquoi les Abeilles préféraient certaines qualités de cire à d'autres.

COMPÉTITION ENTRE CUPULES DE CIRE DE PROVENANCE IDENTIQUE

Des cellules Li et PV, de cire apparemment identique (cire de paniers et débris de cire gaufrée), placées en compétition, nous ont donné les résultats suivants :

TABLEAU VI.

	Li	PV
% des cellules acceptées/cellules greffées.	90,9	80
— — terminées/cellules acceptées.	87,9	42
— — terminées/cellules greffées.	80	34
Nombre de cellules terminées pour 1 g.	6,3	6,7
Gelée royale par cellules greffées.	0,12 g	0,05 g

Résultats obtenus avec des cupules neuves de cire Li et PV mises en compétition.

Les mêmes cellules PV, au cours d'un second emploi, en compétition avec leurs semblables, mais neuves, ont donné les résultats suivants :

TABLEAU VII.

	CELLULES PV NOUVELLES.	PV RÉCUPÉRÉES.
Acceptées/greffées.	39 %	54 %
Finies/greffées.	14 %	37 %
Finies/acceptées.	36 %	63 %

Cellules PV neuves et récupérées.

Les cellules Li étaient brunes et fabriquées depuis un an et demi, tandis que les cellules PV étaient jaunes et fabriquées quelques jours avant leur emploi.

D'autres observations faites par les apiculteurs et par nous-mêmes au cours de nos premiers essais ont dirigé nos recherches ultérieures. Dans une ruche, des cellules qui sont mal acceptées au cours d'un premier passage le sont mieux si elles ont passé dans une ruche, *même contenant une reine*, pendant plusieurs heures avant de les garnir d'une larve et de les placer dans un starter. C'est pour cette raison que certains apiculteurs font toujours passer les cupules pendant vingt-quatre heures, dans une ruche, avant leur emploi.

Des cellules qui ont été déjà acceptées et terminées le sont mieux encore si on les utilise une seconde fois. A la suite de ces observations, nous avons essayé de voir si, dans la ruche, il existait une substance d'acceptation ou, au contraire, une substance d'inhibition de l'élevage des reines, ou quelles modifications les cellules subissaient au cours de leur passage dans la ruche, pour être mieux acceptées à la suite d'un tel traitement. Nous avons essayé de vérifier également si l'action bienfaisante du passage dans la ruche était fugace ou persistante.

ACTION DU PASSAGE DES CELLULES DANS UNE RUCHE (FAMILIARISATION)

(Tab. VIII, IX et Graphique n° 3).

Une série de cellules que nous appellerons Lx, placée en compétition avec une série des cellules Li (les cellules Lx étaient faites avec de la cire d'opercules mélangée à de la cire de vieux rayons et débris de cire gaufrée), donnait des résultats moyens aux acceptations et un grand déchet aux finitions. Nous figurons dans le tableau ci-dessous les résultats obtenus :

TABLEAU VIII.

	Li	Lx
% des cellules acceptées/cellules greffées.	75	56
— — terminées/cellules acceptées.	64	18
— — terminées/cellules greffées.	48	10
Nombre de cellules greffées pour produire 1 g de gelée royale.	13,2	44
Nombre de cellules terminées pour produire 1 g de gelée royale.	6,4	4,6

Cellules de cire Lx et Li (voir texte ci-dessus).

Nous voyons sur ce tableau que très peu de cellules Lx greffées sont terminées.

Nous avons alors travaillé avec les cellules Lx et leur avons fait subir un passage de vingt-quatre heures dans une ruche avant leur emploi.

TABLEAU IX.

	CELLULES Lx.			CELLULES TÉMOINS.		
	% acc. par rapp. greff.	% term. par rapp. acc.	% term. par rapp. greff.	% acc. par rapp. greff.	% term. par rapp. acc.	% term. par rapp. greff.
(1) N'ont pas passé dans la ruche.	38	40	15	67	68	46
(2) Ont passé 3 h dans la ruche et greffées aussitôt.	47	24	11	63	49	30
(3) 6 h. dans la ruche.	42	28	12	63	49	30
(4) 24 h dans la ruche et greff. aussitôt.	56	33	18	47	66	31
(5) 24 h dans la ruche sous grillage.	52	26	13	56	62	35
(6) Greffées 1 j. après.	74	35	26	71	54	38
(7) Greffées 2 j. après.	60	11	6	83	43	36
(8) Greffées 3 j. après.	58	9	5	58	41	24
(9) Greffées 4 j. après.	81	41	34	67	74	50
(10) Greffées 6 j. après.	39	40	15	67	68	46
(11) Greffées 9 j. après.	50	42	21	75	80	60
(12) Greffées 12 j. après.	34	29	10	67	92	62
(13) Greffées 15 j. après.	63	14	9	78	84	66
(14) Ont passé 24 h à l'étuve à 30-32°.	78	53	42	72	77	54
(15) Ont passé 2 h au soleil.	58	41	24	43	88	38

Cellules de cire Lx familiarisées et cellules témoins (récupérées). Les cellules familiarisées sont utilisées plus ou moins longtemps après la familiarisation.

Utilisées aussitôt après leur sortie de la ruche, elles nous donnent les résultats qui figurent dans le tableau n° IX. Les cellules dites témoins sont des cellules qui sont toujours bien acceptées. Elles ont toutes déjà servi

et sont réutilisées le jour même où nous les avons sorties de la ruche finisseuse.

Nous rappelons en (1) sur ce tableau les résultats obtenus avec ces cellules témoins et les cellules Lx au cours d'un premier emploi. Nous trouvons une différence importante entre les pourcentages des cellules acceptées par rapport aux cellules greffées, des cellules terminées par rapport aux cellules acceptées et des cellules terminées par rapport aux cellules greffées.

CELLULES QUI ONT PASSÉ TROIS ET SIX HEURES DANS UNE RUCHE
AVANT LEUR EMPLOI.

Sur le même tableau, en (2), nous rapportons les résultats obtenus avec des cellules Lx qui ont séjourné trois heures dans une ruche avant leur emploi, cellules placées en compétition avec des cellules témoins. Les résultats sont semblables à ceux obtenus avec les cellules qui n'ont pas passé dans une ruche (1). Il en est de même après un séjour de six heures (3).

CELLULES QUI ONT PASSÉ VINGT-QUATRE HEURES DANS UNE RUCHE.

Si nous faisons durer ce séjour vingt-quatre heures et en utilisant les cupules dès leur sortie de la ruche, le pourcentage des acceptations par rapport au nombre de cellules greffées est nettement amélioré (56 % au lieu de 47 avec les cellules témoins). Le finisseur, par contre, termine ces cellules dans la même proportion que les cellules non familiarisées. Nous retrouvons ici la différence de comportement entre finisseur et starter. Les cellules qui ont subi un tel traitement ont donc pour les Abeilles du starter les mêmes qualités que les cellules récupérées (cellules témoins).

Des résultats analogues sont obtenus avec les cellules qui ont également passé vingt-quatre heures auparavant dans une ruche, mais utilisées vingt-quatre heures, quarante-huit heures et trois jours après les avoir sorties de la ruche. Le quatrième jour, nous avons utilisé dans l'expérience un autre starter. C'est ce qui explique l'augmentation sensible du pourcentage des acceptations. Nous retrouvons, malgré tout, dans les starters, des résultats qui concordent avec ceux obtenus ci-dessus, le starter accepte bien les cellules traitées et les cellules témoins, mais le finisseur termine mieux les cellules témoins.

Si nous considérons les résultats obtenus avec les cellules utilisées, 4, 6, 9, 12 ou 15 jours après leur sortie de la ruche, nous voyons, au fur et à mesure que le temps augmente, se préciser un phénomène très important. Le pourcentage des cellules familiarisées terminées par rapport aux cellules greffées diminue progressivement de 34 % à 9 %, tandis que ce pourcentage augmente avec les cellules témoins de 50 à 66. Les mêmes variations existent dans le pourcentage des cellules acceptées par rapport aux



Graphique n° 3 : Cellules Lx qui ont passé vingt-quatre heures dans une ruche et utilisées après un délai de plus en plus long.

Pourcentage de cellules acceptées par rapport aux cellules greffées.

Pourcentage de cellules terminées par rapport aux cellules acceptées.

Pourcentage de cellules terminées par rapport aux cellules greffées.

(A. B. C... = 1. 2. 3... du tableau IX.)

cellules greffées : ce pourcentage passe de 41 % à 14 % pour les cellules familiarisées et de 74 % à 84 % avec une pointe à 92 % après douze jours pour les cellules témoins. Ces résultats permettent d'émettre l'hypothèse suivante : « Les variations du pourcentage d'acceptation des cupules royales artificielles tiendraient à un équilibre entre deux substances incluses dans la cire : l'une, inhibitrice de l'acceptation [Queen substance de BUTLER, ectohormone de PAIN]; l'autre, facilitatrice, sécrétée peut-être par les ouvrières et beaucoup moins stable que la première » (R. CHAUVIN et M. VUILLAUME, 1955).

La substance inhibitrice agirait seule quand les cellules n'ont pas été présentées dans une ruche avant leur emploi. Son action serait inhibée par la substance d'acceptation, substance antagoniste, plus énergique, mais dont l'action est beaucoup plus fugace. On connaît la stabilité de l'ectohormone de PAIN. Celle-ci existe encore sur des reines conservées en collection pendant plusieurs années et, après un délai aussi long, elle est encore capable d'inhiber le développement ovarien des ouvrières. Quant à la substance d'acceptation, elle serait volatile, car des cellules Lx, nouvelles, que l'on fait passer dans une ruche pendant vingt-quatre heures avant leur emploi, en les protégeant du contact des Abeilles par une toile métallique fine, sont acceptées dans les mêmes proportions que les cellules identiques sur lesquelles les Abeilles circulaient librement (tableau IX, ligne n° 5).

Le starter accepte bien ces cellules, mais le finisseur les abandonne en grande partie. Cette substance d'acceptation ne serait pas obligatoire, puisque des cellules de matières diverses (paraffine, ozokérite, verre) sont acceptées sans avoir subi aucun traitement au préalable; dans ce cas, l'acceptation tiendrait à l'absence totale de la substance inhibitrice.

Nous avons essayé d'obtenir des précisions sur ces substances et avons fait subir divers traitements à nos cupules Lx.

CELLULES QUI ONT PASSÉ VINGT-QUATRE HEURES A L'ÉTUVE A 30-32°.

Après un séjour de vingt-quatre heures à l'étuve à 30-32°, les cellules sont aussi bien acceptées que les témoins; elles sont bien terminées par le finisseur, toutefois la proportion des cellules terminées par rapport aux cellules acceptées est moins grande.

CELLULES AYANT ÉTÉ EXPOSÉES AU SOLEIL.

Les mêmes cellules Lx qui ont passé deux heures au soleil sont également bien acceptées par la ruchette d'acceptation, mais abandonnées dans de plus fortes proportions par le finisseur.

Comment interpréter ces nouveaux résultats? La substance inhibitrice stable serait-elle superficiellement éliminée par un tel traitement? ou bien la structure du bord serait-elle seule en cause? Un passage à l'étuve et

au soleil ramollit sans le fondre (la cire fondant à une température voisine de 62°) le bord de la cupule. Nous verrons ultérieurement qu'il n'en est rien puisque des cupules de verre à bord non rodé sont très bien acceptées par les Abeilles.

TEMPÉRATURE DE FUSION DE LA CIRE ET NATURE DES CELLULES.

Les premières modifications apportées par les Abeilles aux cupules sont les suivantes :

— Elles sont soudées plus solidement sur la baguette à l'aide de légers contreforts de cire répartis sur le pourtour et à la base des cupules.

— Les bords sont égalisés et arrondis.

Les Abeilles rencontreraient-elles dans ces travaux un obstacle suivant la dureté et la température de fusion de la cire ?

Les cupules Lx et Li, étant faites de cire pure d'Abeilles, fondent à la même température. Cette température de fusion ne peut donc être la cause des différences observées aux acceptations. Il était logique de penser que des cires à point de fusion moins élevé étaient plus molles à la température de l'intérieur de la ruche et plus facilement travaillées par les Abeilles. C'est pourquoi nous avons réalisé des cupules de paraffine à points de fusion différents : 54-56° et 62-64°. Si les deux autres sortes de paraffine sont bien acceptées, celle à point de fusion le plus élevé l'est mieux et, à la finition, la différence est encore plus nette.

TABLEAU X.

	NOMBRE DE CELLULES			TÉMOINS		
	greffées.	accept.	termin.	greffées.	accept.	termin.
Paraffine 62-64°.	30	21	6	Sans compétition.		
	30	10	10	30	0	0
Paraffine 54-56°.	60	26	2	Sans compétition.		
	30	16	0	30	20	14

Résultats obtenus avec des cellules de paraffine en compétition avec des cellules de cire familiarisées.

Les résultats obtenus sont contraires à ceux escomptés. Les cupules de paraffine plus dure sont mieux acceptées que les cellules témoins, tandis que c'est l'inverse avec les cellules à paraffine molle.

Poursuivant cette étude de l'action de la température de fusion, des cupules de diverses matières à points de fusion nettement différents ont été testées :

Voici les résultats obtenus :

TABLEAU XI.

	Température de fusion.				TÉMOIN.		
		Greff.	Acc.	Term.	Greff.	Acc.	Term.
Cérésine.	66°-68°	60	34	25	Sans compétition.		
		30	12	9	30	10	3
Cire laminée jaune.	68°-71°	60	5	1	Sans compétition.		
		30	2	2	30	10	4
Ozokérite. M. D.	80°-82°	60	53	45	Sans compétition.		
		30	25	3	30	19	4
Warco 180.	85°-88°	60	21	9			
		30	13	4	30	17	11
Verre à bord épais rodé (1 mm).		30	10	1	Sans compétition.		
		15	13	2			
Verre à bord fin non rodé (0,5 mm).		23	15	15	Sans compétition.		
		23	15	0	25	18	8
Matière plastique.							

Cupules de cire de différentes qualités et matériaux divers.

Ces quelques données suffisent à démontrer que la température de fusion et la dureté ne sont pas la cause du refus de certaines cupules. L'ozokérite M. D., par exemple, à point de fusion assez élevé par rapport à celui de la cire, est très bien acceptée et terminée quand elle est placée seule dans la ruche, et l'est aussi bien que la cire, avec laquelle elle est placée en compétition.

Le verre à bord fin non rodé (photo n° 3) est très bien accepté et terminé quand il n'est pas en compétition, tandis qu'il est abandonné par le

finisseur en présence de cire. Nous retrouvons ici la différence déjà signalée entre starter et finisseur.

Martinez LOPEZ a utilisé des cellules artificielles de matière plastique (résine polyester) et obtenu des résultats des plus satisfaisants. La composition chimique de tous ces matériaux étant très différente, celle-ci semble jouer un rôle secondaire dans les acceptations par les Abeilles. Toutes ces cellules étaient introduites directement dans la ruche sans avoir subi aucun traitement au préalable. Les Abeilles travaillent ces cupules comme des cupules de cire normale, en y ajoutant un « chapeau » de cire ordinaire, semblable à celle qui constitue les cellules royales.

Notons que DELPÉRÉE attache beaucoup d'importance à l'épaisseur du bord des cupules. Celui-ci doit être mince. Les résultats obtenus avec le verre le confirment. Les cupules à bord mince faites dans du verre de 0,5 mm d'épaisseur sont mieux acceptées que celles à bord épais (verre de 1 mm d'épaisseur). Les bords de nos cupules de verre n'étaient pas rodés. Ils étaient restés tels qu'ils étaient apparus à la suite de la cassure du verre ayant servi à les fabriquer.

SUBSTANCE D'ACCEPTATION ET SUBSTANCE D'INHIBITION.

BUTLER a démontré l'existence d'une substance d'inhibition de l'élevage des cellules royales, substance émise par les reines et répartie par les Abeilles sur les cadres à l'intérieur de la ruche. Nous en avons parlé précédemment. Est-elle la cause de nos premiers échecs ? Imprègne-t-elle la cire qui sert à fabriquer les cellules royales ? Peut-on l'éliminer, voire même l'isoler ? C'est le but des recherches dont nous parlerons dans les pages suivantes. Nous exposons nos résultats suivant l'ordre chronologique de nos expériences, c'est la raison pour laquelle nous commençons par une longue série d'expériences négatives.

EXTRAIT ACÉTONIQUE DE VIEUX RAYONS.

Nous avons essayé d'isoler ces substances en lavant abondamment des fragments de vieux rayons à l'acétone. Le liquide brunâtre obtenu nous a servi à badigeonner l'intérieur et l'extérieur des cupules avant leur emploi. Si l'une ou l'autre des substances ou les deux étaient solubles dans l'acétone, après évaporation de celle-ci, elles devraient rester sur les cupules. Il n'en est rien, car les cellules traitées et les cellules témoins non badigeonnées sont acceptées et terminées exactement dans les mêmes proportions.

Ces expériences ont été réalisées avec des cellules Lx, d'une part, avec lesquelles nous obtenions sans traitement de très mauvais résultats, et, d'autre part, avec des cellules Li, toujours très bien acceptées par les Abeilles.

EXTRAIT AQUEUX DE VIEUX RAYONS.

Comme avec l'extrait acétonique, les résultats obtenus n'ont pas été modifiés. Il en est de même avec les solvants purs (eau ou acétone).

EXTRAIT ACÉTONIQUE D'ABEILLES.

Obtenant des résultats négatifs avec les rayons, nous pensions qu'il serait peut-être plus facile d'extraire l'une et l'autre des substances à partir des Abeilles. Si la substance inhibitrice se confond avec l'ectohormone dont nous avons déjà parlé, celle-ci doit être transportée par les Abeilles à l'intérieur de la ruche et déposée sur les rayons. Nous pouvions donc tenter de l'extraire à partir des Abeilles à l'aide de l'alcool bouillant. Là encore, nous n'avons obtenu aucune modification du pourcentage des acceptations en badigeonnant les cupules avant leur emploi avec cet extrait.

CIRE EXTRAITE PAR UN SOLVANT.

a) *Acétone*. — Si les rayons tels qu'on les retire de la ruche sont constitués en grande partie de cire, ils contiennent toutefois de nombreuses impuretés, en particulier des cocons d'Abeilles que l'on doit éliminer avant d'utiliser cette cire pour faire les cupules. Nous obtenions d'abord la cire à partir de vieux rayons fondus au bain-marie ou dans de l'eau bouillante. Si nous considérons nos premiers résultats, nous sommes obligés d'admettre que la cire de nos cupules renfermait la substance inhibitrice recherchée puisqu'un faible pourcentage est accepté d'abord ; nous avons pensé nous débarrasser de cette substance en extrayant la cire non plus par fusion dans l'eau bouillante, mais par dissolution dans l'acétone bouillante.

TABLEAU XII.

Cire extraite par l'acétone.	Greffées.	Accept.	Termin.	TÉMOINS.		
				Greffées.	Accept.	Termin.
Premier passage.	33	0	0	33 33	13 au-dessus. 28 au-dessous.	
Deuxième passage (cellules ayant passé 24 h dans un starter).	33	5	2	33 33	11 8	10 5

Cupules de cire purifiée à l'acétone en compétition avec des cellules de cire familiarisées.

Après évaporation de l'acétone, nous obtenons une cire rouge brun, sans odeur. Or, au premier passage dans le starter, *toutes les cupules faites avec cette cire sont refusées* par les Abeilles, tandis que les cellules témoins sont bien acceptées (photo n° 2). Au deuxième passage, on note une légère amélioration des résultats. Ceux-ci demeurent malgré tout très inférieurs à ceux obtenus avec les cellules témoins.

Nous devons donc admettre que la substance d'inhibition passe dans l'acétone puis dans la cire. Il n'en serait pas de même de la substance d'acceptation ajoutée par les Abeilles au cours d'un passage prolongé des cupules dans la ruche, puisque ces cellules lavées à l'acétone, séchées à l'étuve sont aussi bien acceptées et terminées que les mêmes cellules non lavées (tableau XIII).

TABLEAU XIII.

Cellules lavées à l'acétone.	NOMBRE DE CELLULES TRAITÉES.			CELLULES TÉMOINS.		
	Greffées.	Accept.	Termin.	Greffées.	Accept.	Termin.
Premier passage.	66	36	28	66	33	29
Deuxième passage.	33	17	9	33	20	11
Lavées à l'eau.	100	60	40	100	58	19

Cellules récupérées lavées à l'acétone et cellules identiques non lavées.

Des résultats analogues sont obtenus avec des cupules récupérées *lavées à l'eau* et séchées à l'étuve.

D'autre part, des cupules ont été moulées avec de la cire extraite par l'acétone comme précédemment, cette cire ayant été lavée abondamment ensuite dans de l'eau bouillante; elles nous ont donné les résultats du tableau suivant :

Les résultats quasi négatifs au premier passage nous montrent l'action dominante de la substance d'inhibition, quelle que soit la durée du lavage de la cire.

Au deuxième passage, les cupules ont déjà servi une fois et ont passé vingt-quatre heures dans un starter et quarante-huit heures dans un finisseur ; l'amélioration des proportions des cellules acceptées est très sensible pour les cupules dont la cire a été lavée pendant quarante minutes. Ceci nous laisse croire qu'une certaine partie de la substance d'inhibition a été entraînée et que la partie restante n'a pas d'effet, grâce à l'action de la substance d'acceptation ajoutée par la suite.

TABLEAU XIV.

					TÉMOINS.		
Durée du lavage à l'eau bouillante.		Greffées.	Accept.	Termin.	Greffées.	Accept.	Termin.
40 minutes	1 ^{er} passage.	30	2	1	33	15	15
	2 ^e passage.	30	23	19	33	17	13
	3 ^e passage.	30	24	12	33	21	10
20 minutes	1 ^{er} passage.	30	0	0	33	18	16
	2 ^e passage.	30	8	7	33	14	5
	3 ^e passage.	30	10	7	33	19	16
10 minutes	1 ^{er} passage.	30	8	2	33	28	20
	2 ^e passage.	30	18	13	33	21	21
	3 ^e passage.	30	8	6	33	16	10

Cellules de cire lavée à l'eau bouillante.

La substance inhibitrice est, par conséquent, peu soluble dans l'eau, même bouillante. Les apiculteurs qui utilisent des dizaines de milliers de cupules au cours de l'été font fondre leur cire dans un peu d'eau. Cette cire est maintenue en fusion au contact de l'eau pendant un temps assez long (parfois plusieurs heures). C'est à cette température que les cupules sont formées sur un moule en bois. Ce contact prolongé avec de l'eau très chaude, sinon bouillante, suffit sans doute en partie à éliminer la substance d'inhibition. Les cellules Lx dont nous avons parlé n'ont jamais subi ce contact prolongé avec de l'eau, car leur cire avait été fondue dans un récipient sans eau, au bain-marie.

Quant aux cupules lavées à l'acétone, elles ont subi l'action de ce solvant pendant peu de temps, mais la cire extraite chimiquement est en contact avec le solvant (ici l'acétone) pendant tout le temps que dure l'extraction (plus d'une demi-heure). Ce temps suffit à entraîner la substance d'inhibition puisqu'au cours du premier emploi les cupules faites avec cette cire sont toutes refusées par le starter et, au deuxième passage (après vingt-quatre heures dans le starter), les résultats sont encore médiocres (voir tableau XII). La substance est beaucoup plus soluble dans l'acétone que dans l'eau.

a) CIRE DE CELLULES ROYALES PURIFIÉE PAR L'ACÉTONE. — Cette substance inhibitrice est-elle plus ou moins concentrée suivant la prove-

nance de la cire ? Nous avons essayé de le voir en extrayant chimiquement de la cire de cellules royales âgées de trois jours (un jour pour le starter et deux jours dans le finisseur).

Cette cire, ayant été acceptée par les Abeilles, ou bien ne devrait pas être imprégnée de cette substance inhibitrice ou l'être de la substance d'acceptation. Les cupules faites avec une telle cire extraite par l'acétone nous ont donné les résultats négatifs suivants :

TABLEAU XV.

	CIRE DE CELLULES ROYALES PURIFIÉE PAR L'ACÉTONE.			TÉMOIN.		
	Greffées.	Accept.	Termin.	Greffées.	Accept.	Termin.
1 ^{er} passage.....	30	0	0	33	28	28
2 ^e passage.....	30	4	3	33	23	17
3 ^e passage.....	30	8	4	33	10	9

Cire de cellules royales purifiées par l'acétone en compétition avec des cellules récupérées.

β) CIRE DE STARTER ET CIRE DE HAUSSE EXTRAITE A L'ACÉTONE. — Poursuivant notre recherche de localisation des substances d'inhibition et d'acceptation, nous avons extrait à l'acétone de la *cire provenant de cadres de hausse*, donc cadres sur lesquels, en principe, la reine ne s'était jamais déplacée. Nous avons obtenu des résultats semblables aux précédents avec, ici encore, la même différence entre starter et finisseur.

TABLEAU XVI.

				TÉMOIN.		
	Greffées.	Accept.	Termin.	Greffées.	Accept.	Termin.
Cire de starter.	30	0	0	33	12	12
Cire de hausse.	30	7	2	33	17	17

Cire de hausse et de starter purifiée par l'acétone en compétition avec des cellules récupérées.

Avec de la cire provenant d'un starter (absence totale de reine), la même différence subsiste. Les cadres de couvain que nous apportons régulièrement suffisaient-ils à introduire dans le starter cette substance inhibitrice ? Nous sommes obligés de l'admettre si nous considérons les résultats obtenus. Cette cire de starter avait été construite dans le même starter. Ceci, en l'absence de reines, n'est possible qu'en présence de cellules royales même jeunes [DARCHEN]. La larve royale émet-elle déjà cette substance ? D'après M^{lle} PAIN, cela semble peu probable et il est plus logique de penser qu'elle avait été apportée par les Abeilles.

b) *Benzène*. — La cire, extraite non plus à l'acétone, mais au benzène, nous a donné des résultats satisfaisants. Nous les reproduisons ci-dessous :

TABLEAU XVII.

	Greffées.	Accept.	Termin.	TÉMOIN.		
				Greffées.	Accept.	Termin.
Cire de cellules royales.	60	19	10	Sans compétition.		
	30	6	6	30	13	5
Cire de rayons.	60	40	32	Sans compétition.		
	30	13	11	30	13	3

Cire de cellules royales et de rayons purifiée au benzène, en compétition avec des cupules récupérées.

Il semble que le benzène ne soit pas un solvant ou ne soit qu'un mauvais solvant de la substance d'inhibition et qu'elle ait été éliminée de la cire extraite. Des résultats tout récents, que nous ne pouvons détailler, nous ont montré que *la substance inhibitrice se trouvait dans la propolis*.

PRÉSENCE DE GELÉE ROYALE DANS LES CUPULES ACTION SUR LES ACCEPTATIONS ET LE DÉPOT DE GELÉE ROYALE

Certains apiculteurs greffent les larves à sec et les introduisent rapidement dans le starter. D'autres les déposent dans une gouttelette d'eau pure au fond de la cupule. Une troisième catégorie d'apiculteurs, la majorité, utilise un mélange d'eau et de gelée royale (5 % de gelée royale environ) et une quatrième se sert de gelée pure.

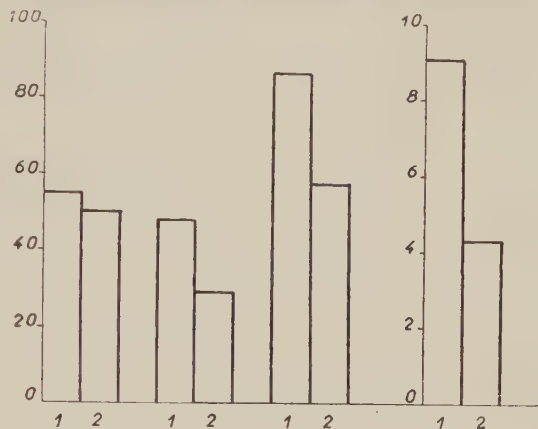
La présence de gelée royale n'est donc pas indispensable. Nous avons

essayé de voir si les acceptations étaient semblables en greffant sur gelée pure ou sur gelée diluée. Il est préférable, en amorçant de la sorte, de déposer la gelée royale ou le liquide en une petite gouttelette, plutôt que de badigeonner tout l'intérieur de la cellule. Dans ce dernier cas, les Abeilles ont tendance à nettoyer la cupule, nettoyage néfaste pour la jeune larve qui risque de se déshydrater si l'élevage royal n'est pas commencé dès l'introduction des larves dans le starter. Nous avons assez peu d'expériences à ce sujet. Les résultats sont cependant suffisamment nets pour que nous puissions les considérer comme valables.

Nous figurons dans le graphique 4 les résultats obtenus (chiffres portant sur 100 cellules de part et d'autre mises en compétition entre elles).

Si les acceptations sont peu modifiées (55 % au lieu de 50 %) en faveur de la gelée royale pure, il n'en est pas de même des finitions. Une très grande proportion des larves acceptées est terminée quand les cupules renferment de la gelée pure (87 %). Ceci est en rapport avec une observation que l'on a pu faire tous les jours au cours de nos expériences. Plus les cellules contiennent de gelée royale à la sortie des starters, mieux elles sont terminées et plus elles contiennent de gelée royale à la finition.

Nous n'avons pas évalué quantitativement la gelée déposée par le starter. Nous essaierons ultérieurement d'étudier ce facteur. Nous avons utilisé 1,4 g de gelée royale pure pour amorcer nos 100 cellules (mais la quantité dégorgée en plus est importante). Nous trouvons $9,1 - 1,4 = 7,7$ g pour 48 larves (0,160 par larve) au lieu de 4,3 g pour 29 larves (0,148 par cellule). Là encore, nous ne savons pas ce que deviendraient les reines sorties de ces cellules, mais il est logique de penser qu'étant plus abondamment nourries elles seraient plus grosses. C'est un point important dans l'élevage et la sélection des reines d'Abeilles, ainsi que dans la production de gelée royale. Le nourrissage s'arrête-t-il quand les larves ont reçu une quantité déterminée de gelée ou bien quand les



Graphique n° 4 : Cellules amorcées à la gelée royale et à l'eau + gelée royale en compétition.

De gauche à droite :

Pourcentage de cellules acceptées par rapport au nombre de cellules greffées.

Pourcentage de cellules terminées par rapport au nombre de cellules greffées.

Pourcentage de cellules terminées par rapport au nombre de cellules acceptées.

Poids de gelée royale produite pour 100 cellules greffées.

(1) Cellules amorcées à la gelée royale pure.

(2) Cellules amorcées, mélange gelée royale plus eau.

réserves dont elles disposent sont jugées par les Abeilles assez importantes ?

Si l'on tient compte de la quantité de gelée déposée dans chacune des cellules au départ (0,014 g de gelée pure ou 0,000 7 g de gelée diluée), on constate que la quantité de gelée déposée par les Abeilles est très voisine dans les deux cas : $0,160 - 0,014 = 0,146$ g pour les cellules amorcées à la gelée pure au lieu de $0,148 - 0,000 7 = 0,147 3$ g pour les cellules amorcées à la gelée diluée. Si la quantité de gelée dégorgée dans chacune des cellules est voisine, la quantité finale dégorgée dans la ruche est beaucoup plus importante puisque le pourcentage des finitions est beaucoup plus grand (87 % au lieu de 58 %).

Nous avons réalisé une autre expérience qui met en évidence *le rôle de la gelée royale dans les finitions*.

Le 1^{er} août, 23 cellules ont été terminées sur une baguette porte-cellules. Nous en avons prélevé les larves âgées de trois jours et les avons remplacées par des larves d'un jour, soit un peu plus grosses que les larves déposées normalement dans les cellules à introduire dans les starters. Cette baguette a ensuite été placée directement dans le finisseur d'où elle avait été récoltée.

Le 3 août, 16 larves sur les 23 ont été élevées. Les cellules contenaient davantage de gelée.

Renouvelant l'opération une seconde fois, le 5 août il ne reste plus que 14 cellules. Deux d'entre elles renferment une larve morte et elles contiennent toutes moins de gelée qu'à la suite du troisième passage dans la ruche. Cette gelée commence à se dessécher. Nous déduisons de ces données l'importance de la gelée royale dans les cellules au moment de leur introduction dans le finisseur.

Le 3 août, 8 larves sur 25 acceptées dans des starters ont été élevées en plus des cellules introduites directement dans le finisseur. Le pourcentage des larves refusées est donc beaucoup plus important quand les cellules contiennent peu de gelée. Le rôle du paquet d'Abeilles vis-à-vis du finisseur se bornerait-il simplement à amorcer le dépôt de gelée royale ?

Le 5 août, 12 larves sur 16 introduites dans des cellules déjà pleines de gelée royale ont été élevées par le finisseur ou tout au moins n'ont pas été éliminées. Dans le même finisseur, 6 larves seulement sur 46 acceptées dans un starter ont été prises en élevage en même temps. Étant donné l'état des cellules royales et de leur contenu à la suite du troisième passage dans la ruche, nous ne pouvons pas dire que ces larves ont été élevées par le finisseur. Il reste en effet moins de gelée dans les cupules qu'à la fin du deuxième passage, et celle-ci s'est desséchée. Est-ce la raison pour laquelle les Abeilles n'ont pas ajouté de gelée comme elles l'avaient fait au cours du deuxième passage ? Ou bien la quantité importante de gelée royale serait-elle un stimulus inhibiteur du dégorgement de gelée ou, plus simplement, sa présence en aurait-elle modifié la répartition à l'intérieur de la ruche ? C'est là un des nombreux points qu'il nous reste à éclaircir.

La présence de gelée royale en excès au stade de la finition dans une cellule royale empêcherait le dégorgement de gelée royale, contrairement à ce que nous avons vu en amorçant l'acceptation à la gelée royale pure par dépôt d'une petite quantité dans les cellules.

FACTEURS PROVENANT DES LARVES

a) Pour être acceptée, la larve doit être vivante. Cette raison essentielle aurait pu expliquer le pourcentage des refus si ceux-ci avaient été constants et réguliers. Ils auraient pu être dus à des traumatismes causés aux larves. Il n'en est rien, et nous avons tenu à nous en assurer.

Des larves royales âgées de trois jours, récoltées dans des finisseurs, tuées dans l'alcool, rincées à l'eau et mises dans un paquet d'Abeilles, sont expulsées immédiatement, quelle que soit la grosseur de la larve. Les larves âgées de moins d'un jour tuées à l'alcool sont également éliminées.

REMARQUE CONCERNANT LA TAILLE DES LARVES

Au cours de nos élevages, nous avons été surpris de constater des différences énormes dans la taille des larves âgées de trois jours, même pour des larves qui, au moment du greffage, présentaient une taille très voisine. Ceci s'explique en observant la figure 4, une larve à l'âge a est peu différente d'une larve à l'âge b (premier jour). Le troisième jour, elles sont respectivement en a' et b' . Il en découle une différence très grande quant à leur taille. Cette différence peut aller du simple au quadruple. La larve consomme d'autant plus de gelée qu'elle est plus grosse et sa croissance en dépend directement. Un travail de NELSON et coll. [1924] donne une courbe de quantité de nourriture non consommée et la courbe de croissance pour des larves d'ouvrières que nous reproduisons). Au cours du quatrième jour, le poids de la larve passe de 25 à 95 mg. Pendant la même période, la quantité de nourriture non consommée passe de 5 à 8 mg et le temps du nourrissage augmente de 10 à 40 secondes par fraction de 10 minutes de temps. La quantité de nourriture absorbée a donc sensiblement augmenté. Cette différence dans la vitesse de croissance explique la différence de taille observée au bout de trois jours (NELSON). Ces données correspondent à des larves d'ouvrières dont le

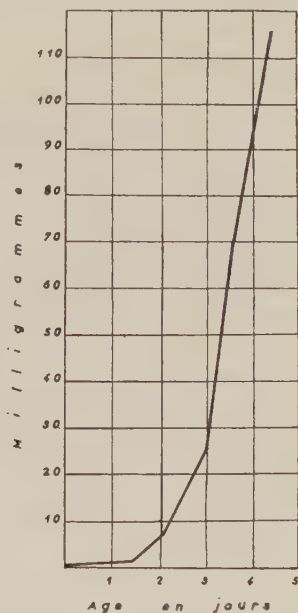


Fig. 4. — Poids d'une larve d'abeille en fonction de son âge (d'après NELSON).

développement larvaire est plus long que celui des larves de reines. On peut malgré tout faire, sans grande erreur, des comparaisons entre les deux castes.

b) *Age de la larve.* — L'âge de la larve greffée joue un rôle primordial. On sait qu'une larve d'ouvrière âgée de plus de trois jours ne peut plus être transformée en larve royale et en reine par les Abeilles. Nous avons voulu savoir ce que deviennent des larves royales âgées de trois jours, récoltées dans les cupules à la sortie des finisseurs, déposées dans des cupules vides et replacées dans des finisseurs. Celles-ci sont toutes expulsées rapidement, qu'elles proviennent ou non du finisseur dans lequel on les introduit à nouveau. Nous avons choisi volontairement des petites et des grosses larves sans avoir de meilleurs résultats avec les unes ou les autres. Ceci confirme notre hypothèse émise au sujet du rôle des paquets d'Abeilles vis-à-vis des finisseurs. Ces larves, en effet, n'ont pas été mises à accepter dans une ruchette d'acceptation mais directement dans un finisseur en présence d'autres larves acceptées dans un starter. Il y avait, au moment de leur introduction dans le finisseur, moins de gelée dans leurs cupules que dans celles des larves acceptées par les starters. Elles ne possédaient de gelée que des traces emportées au moment de la transposition d'une cellule à l'autre. Ces larves ont été expulsées rapidement et, sur 32 ainsi réintroduites dans un finisseur, 6 sont expulsées au cours du quart d'heure suivant. Après six heures, elles le sont toutes.

Il nous faudra voir maintenant ce que deviennent des larves âgées de un, deux, trois jours placées dans les paquets d'Abeilles, et quelles sont les répercussions observées sur l'élevage.

c) *L'odeur de la ruche*, que les larves ne posséderaient pas, ne peut être la cause du refus d'acceptation des larves âgées puisque des larves prélevées dans un finisseur et replacées aussitôt dans d'autres cellules neuves et vides, et dans le même finisseur, sont expulsées comme celles qui proviennent de n'importe quel finisseur. Nous avons vu que la *taille* ne jouait aucun rôle : des larves de 0,5 cm ne sont pas mieux acceptées que des larves de 1,5 cm. De plus, des jeunes larves (moins d'un jour) sont élevées par tous les starters aussi bien que par les ruches rendues orphelines cinq heures auparavant, et les larves sortant d'une ruchette d'acceptation sont acceptées et terminées par n'importe quel finisseur.

d) *Sexe.* — Dans une ruche orpheline depuis longtemps et où les ouvrières se sont mises à pondre, il est fréquent de rencontrer des larves de mâles dans des cellules royales abondamment pourvues de gelée royale. Nous avons voulu voir ce que donnaient de telles larves placées dans des starters et dans des finisseurs. Quand elles sont placées en compétition avec des larves d'ouvrières, elles sont acceptées, mais dans de très faibles proportions. Deux larves sur 16 sont acceptées, mais une terminée quand elles sont placées dans des cupules artificielles pendantes. Une seule sur 36 est acceptée et aucune terminée, tandis que 29 larves d'ouvrières sur 33 sont acceptées dans le même starter, quand elles sont déposées dans des mor-

ceaux de rayons (cellules de mâles), l'ouverture des cellules étant dirigée vers le bas. Aucune larve de mâle sur 36 n'est acceptée quand elles sont placées dans des morceaux de rayons (cellules d'ouvrières pendantes), tandis que le starter accepte alors 24 sur 33 larves d'ouvrières. Nous n'avons pas envisagé le cas de larves de mâles seules, sans compétition, c'est un point important à reprendre et, si l'on se rapporte aux observations faites sur des ruches orphelines, le pourcentage des acceptations devrait être sensiblement augmenté.

e) *Genre et espèce de la larve.* — Nous n'avons placé dans le starter que des larves de Fourmis en compétition avec des larves d'Abeilles. Toutes les larves de Fourmis ont été abandonnées. Nous nous proposons de reprendre cette étude en utilisant des larves de différents Hyménoptères (Polistes, Bombus, etc.) en les plaçant seules dans les starters.

PRÉSENCE D'UNE REINE ET THÉORIES DE BUTLER

La présence de la reine ne suffit pas à inhiber l'élevage des cellules royales, ni en période d'essaimage, ni même à n'importe quel moment, pendant la période de ponte de la reine, quand la ruche devient très peuplée et que les Abeilles n'y trouvent plus suffisamment de place.

TABLEAU XVIII.

STARTER N° 1.			STARTER N° 2.			STARTER N° 3.			
Date.	Greff.	Acc.	Date.	Greff.	Acc.	Date.	Greff.	Acc.	Moy. des starters.
13-9	66	40	13-9	66	35	3-8	66	37	48
14-9	66	31	14-9	66	40	4-8	66	31	44
15-9	66	19	15-9	99	66	5-8	66	33	35
16-9	66	35	16-9	66	34	6-8	66	17	28
17-9	66	34	17-9	66	33	7-8	63	12	23
18-9	66	38	18-9	66	24	8-8	66	25	38
19-9	66	31	19-9	99	55	9-8	66	54	36
20-9	50	40	20-9	75	50	10-8	66	24	32
21-9	50	26	21-9	50	35	11-8	66	18	37
22-9	50	35	22-9	50	30	12-8	66	20	27
23-9	50	29	23-9	75	60	13-8	66	18	27
24-9	50	35	24-9	55	45	14-8	66	35	38
25-9	50	32	25-9	75	49	15-8	66	29	33
26-9	50	32	26-9	50	36	16-8	66	10	14
27-9	50	25	27-9	50	34	17-8	66	11	25
28-9	50	27	28-9	50	42	31-8	60	25	30

Résultats obtenus dans les ruchettes d'acceptation à la fin du mois de septembre (nos 1-2) et en août (n° 3), en présence de cellules royales operculées.

Le cas s'est produit plusieurs fois dans nos starters permanents, où une reine a été élevée à notre insu. On s'apercevait de la présence de cette reine par l'augmentation des constructions de cire dans le starter, construction de cellules d'ouvrières, alors qu'auparavant il n'y avait que des cellules de mâles, mais aussi par une diminution progressive du pourcentage des acceptations. Le starter continuait cependant un certain temps à élever des larves royales. Le phénomène se produisit exactement de la même manière en juillet, août et septembre, donc en période normale d'essaimage et en dehors de cette période. La présence d'une cellule royale contenant une reine prête à éclore n'a aucune influence sur l'élevage des reines. En septembre, l'élevage continue avec un pourcentage d'acceptation dépassant 50 % pendant les quinze jours qui suivent la naissance de la reine. Nous n'avons pas poursuivi nos expériences au-delà. Nous reproduisons dans le tableau XVIII les résultats obtenus avec deux paquets d'Abeilles où une reine est née le 15 septembre.

Bien que la reine ponde dans ces starters, l'élevage continue. En août, les mêmes observations ont été faites dans deux starters différents. Nous reproduisons également les résultats obtenus dans l'un d'eux à cette période de l'année. Après cinq jours, nous avons trouvé une reine dans le paquet d'Abeilles qui fonctionnait presque normalement, comme le montrent les résultats obtenus avec lui et la moyenne de ceux obtenus avec les autres starters. Il a ainsi fonctionné pendant un mois. La présence d'une reine ne suffit donc pas toujours à inhiber l'élevage des cellules royales et le fait est bien connu en période d'essaimage. Dans ce cas, la substance de la reine supposée inhibitrice doit, d'après BUTLER, n'être distribuée à la très nombreuse population qu'en quantité insuffisante, elle doit pouvoir l'inhiber mieux encore dans un starter. Notons que la présence d'une *reine morte* dans un paquet d'Abeilles n'inhibe pas l'élevage.

Des larves placées *directement dans un finisseur*, c'est-à-dire sans les faire accepter dans un starter, la reine étant isolée de l'autre côté de la grille à reine, sont acceptées seulement pendant la période d'essaimage, à moins qu'elles ne soient déposées, comme nous l'avons vu, sur une quantité importante de gelée royale.

Le 17 juillet, des jeunes larves mises à accepter *directement dans un finisseur* sont élevées dans des proportions un peu plus faibles que la moyenne des autres finisseurs (ayant reçu des cellules après passage dans une ruchette d'acceptation) : 11 cellules terminées au lieu de 17 par ruche. La présence de la reine dans cette colonie réduit le pourcentage des larves élevées, mais ne l'annule pas.

Le phénomène était semblable dans des ruchettes d'acceptation avec reine, où le rendement était inférieur au rendement moyen des ruchettes orphelines. Nous nous trouvons ici en présence de deux populations très différentes en nombre : l'une occupe une ruche de 17 cadres, l'autre une ruchette de 3 cadres. La ruche de 17 cadres est très peuplée, tandis que la ruchette n'est peuplée que par une partie (à peine 1/3) des Abeilles d'une ruche normale. La substance de la reine (ectohormone) n'est pas

répartie de la même manière dans les deux cas. Elle est beaucoup plus diluée dans le cas de la grande ruche. Une objection toutefois peut être faite ici : les reines des ruches dans lesquelles nous prélevions nos paquets d'Abeilles étaient âgées d'un an au moins, celle de la ruchette d'acceptation *était une jeune reine* (la coexistence de plusieurs reines dans une ruche n'est pas possible pendant les périodes longues). La jeune reine serait-elle moins riche en ectohormone ? Les différences d'attractivité observées par PAIN chez les reines d'Abeilles correspondent-elles aux différences du pouvoir inhibiteur d'élevages des cellules royales ? L'acceptation par *finisseur* est possible en juillet, période d'essaimage ; il n'en est plus de même en septembre. Le 9 septembre, aucune larve n'est acceptée par le finisseur si elle n'est pas passée auparavant dans le starter.

Pourquoi l'acceptation n'est-elle possible qu'à certaines époques dans le finisseur, et toujours dans le starter avec reine ? L'*âge de la reine* qui vient d'éclore dans le starter peut seul encore une fois l'expliquer. Elle est jeune ici, et âgée dans le finisseur. Nous avons laissé terminer des cellules royales par des starters ; même en présence de reine, celles-ci sont élevées et contiennent une quantité de gelée royale importante. Les cellules royales sont normales et, fait curieux, le pourcentage des finitions est supérieur à celui obtenu normalement, c'est-à-dire quand les cellules sont données à terminer aux finisseurs.

Nous avons obtenu les chiffres suivants : les résultats sont les mêmes avec et sans reine (28 en moyenne avec reine pour 26 sans reine).

TABLEAU XIX.

DATE DU GREFFAGE.	GREFFÉES.	ACCEPTÉES.	TERMINÉES.	POIDS DE G. R.
28-9	500	laissées dans le starter	258	19 g
27-9	500	307	112	15 g
26-9	500	341	171	23 g
25-9	500	357	140	21 g
24-9	500	324	185	24 g

Résultats comparés des finitions dans les ruchettes d'acceptation et dans les finisseurs à la fin du mois de septembre.

Ces chiffres montrent également que les starters terminent davantage de cellules que les finisseurs, mais une certaine proportion est encore abandonnée. Quant à la quantité de gelée royale qui existe dans les cellules le troisième jour, elle est moins importante pour un nombre de larves beaucoup plus grand.

Qu'advierait-il de larves placées dans des paquets d'Abeilles plus

populeux ? La réponse nous est donnée en partie par une autre méthode d'élevage des reines qui consiste à élever les reines dans une ruche entière, mais rendue orpheline cinq heures au moins auparavant. Les résultats obtenus avec cette méthode sont variables mais satisfaisants. Il est possible de faire terminer plus de 120 cellules pour 144 greffées quand la ruche fonctionne au mieux, pendant la période d'essaimage, après quoi le pourcentage des finitions passe en dessous de 50. Les rendements moyens se situent autour de 50 % de réussite, et une méthode utilisée en Amérique du Sud permet de produire des quantités très importantes de gelée royale à partir de ruches très volumineuses (55 cadres) sans reines. Avec la ruche orpheline dont nous venons de parler, on observe un fait curieux, contradictoire avec la théorie de la substance inhibitrice de la reine.

En greffant une première série de larves dans une telle ruche rendue orpheline, les résultats obtenus sont ceux indiqués ci-dessus. Si trois jours après nous prélevons les cellules et les remplaçons par des nouvelles, les résultats sont semblables.

Si à nouveau, trois jours après, nous renouvelons les cellules royales, le rendement diminue de près de moitié, c'est-à-dire qu'en moyenne il reste 25 % des cellules terminées.

Pendant ce temps, la population en jeunes Abeilles, sécrétrices de gelée royale, n'a pas diminué, le couvain continue à éclore normalement. Les jeunes larves sont moins abondantes, la substance inhibitrice de la reine, bien que très stable, ne peut pas être plus active maintenant que quelques heures après l'orphelinage. L'élevage royal devrait donc fonctionner de mieux en mieux pendant plus de vingt jours. Or il n'en est rien. Le manque de jeune couvain en serait la cause et sa présence serait favorable à l'élevage des reines (SHINIAEVA).

LA PRÉSENCE D'OUVRIÈRES PONDEUSES ET FAUX BOURDONS

Elle n'inhibe pas l'élevage des reines dans le starter permanent. On a trouvé jusqu'à six œufs dans chaque cellule non acceptée, l'élevage continuait normalement. Il en est de même de l'abondance dans le starter de faux Bourdons. Deux de nos starters ont contenu des faux Bourdons (environ le quart de leur population); ils fonctionnaient exactement comme leurs voisines, qui en étaient dépourvues.

Signalons, enfin, que toutes les cellules non acceptées sont fermées partiellement. Le quart environ de l'ouverture est operculé. Nous avons remarqué également, avec une fréquence assez faible, mais variable avec les différentes ruches, que certaines cellules royales contenant une larve vivante étaient operculées dès le troisième jour de la vie larvaire. Ces cellules ont une longueur réduite d'environ la moitié par rapport à la normale. Il en sort malgré tout, dans un délai normal (16 jours, y compris le stade œuf), une reine à ovaires bien développés. Que donnent ces reines ? Nous

n'en avons pas gardé de vivantes. KOMAROV a observé des différences importantes quant au volume des cellules royales (824 mm à 295 mm). Le fait plus important ici est l'operculation précoce.

RACE D'ABEILLES

Nous disposons de peu de données à ce sujet. Nous n'avons pas travaillé avec des Abeilles de race pure. Signalons toutefois que des essais faits avec des métisses de Caucasiennes donnent toujours des résultats bien meilleurs qu'avec des Abeilles noires de race locale. La quantité de gelée royale dégorgée peut varier du simple au double et les proportions d'élevage sont sensiblement augmentées. Au dire d'apiculteurs, les Abeilles italiennes, par contre, seraient de très mauvaises éleveuses de reines.

FACTEURS MÉTÉOROLOGIQUES

Là aussi, nous avons peu de données précises. Toutefois, la pluie est un facteur défavorable à l'élevage des reines. Pendant toutes les périodes de pluie, nos rendements ont été réduits de près de moitié quant au pourcentage des cellules terminées. Cela est-il dû au manque d'eau dans la ruche à ce moment-là ? C'est assez paradoxal, mais von RHEIN, qui a étudié la teneur en eau de la nourriture du couvain (il ne parle pas de reines), montre que la ruche en a un besoin très grand. LINDAUER, étudiant l'action de l'eau dans la ruche, montre également qu'après une période de pluie ou de froid les pourvoyeuses se précipitent vers les gouttes de rosée ou les points d'eau bien avant que les butineuses de pollen et nectar sortent. Nous avons étudié ce problème important sur la ruche claustrée (VUILLAUME). Peut-être faudrait-il augmenter le nourrissage pendant les périodes de mauvais temps.

MIELLÉE ET NOURRISSEMENT

C'est un des facteurs qui doit jouer un rôle dans l'élevage des reines par les Abeilles. Nous n'avons pas de données suffisantes pour pouvoir en tirer des conclusions. Toutefois, une forte miellée serait néfaste à l'élevage royal.

FACTEURS DÉPENDANT DE LA RUCHE

De même que pour la production de miel se manifestent de grosses différences dans les ruches d'un même lot et apparemment de même race. Cette production peut varier pour une même année, et pour un même emplace-

ment, de 10 kg de miel pour une mauvaise ruche à soixante et plus pour les « ruches phénomènes » des apiculteurs ; de même, il y a des ruches très bonnes éleveuses et des ruches qui « ne marchent pas ». Y a-t-il là des raisons génétiques ? Ces ruches gardent en effet les mêmes qualités d'une année à l'autre et, fait curieux, ce sont, au dire des apiculteurs, les « ruches phénomènes » productrices de miel qui donnent les résultats les plus médiocres dans les élevages de reines. Y a-t-il un rapport entre les résultats observés au cours des fortes miellées et ces facteurs dépendant de la ruche ? Des résultats valables ne pourront être obtenus qu'en comparant les résultats de plusieurs années, portant sur plusieurs lots de ruches de races différentes.

RÉSUMÉ.

Nous avons vu au cours de cette note qu'il nous restait de nombreuses lacunes à combler. Nous pouvons toutefois émettre certaines hypothèses et affirmer certains faits.

1° Les variations du pourcentage d'acceptation des cupules royales artificielles tiendraient à un équilibre entre deux substances incluses dans la cire : l'une inhibitrice de l'acceptation (queen substance de BUTLER, ectohormone de PAIN) ; l'autre, facilitatrice, sécrétée peut-être par les ouvrières et beaucoup moins stable que la première.

2° Parmi les stimuli qui poussent les nourrices à accepter une jeune larve qui leur est présentée dans une cupule de cire comptent : la forme du fond (fond arrondi préféré à fond plat) ; la forme des bords (forme cylindrique préférée à l'hexagonale, celle-ci préférée à la carrée) ; la position des cupules (l'ouverture inférieure préférée à l'ouverture latérale ou supérieure) ; leur écartement (espacement optimum 2 cm). Mais la matière dont est construite la cupule paraît, au contraire, de peu d'importance puisque les ouvrières acceptent la paraffine, toute sorte de cire minérale ou végétale, et même le verre ou les matières plastiques.

Pour que la jeune larve introduite dans une cupule artificielle fasse l'objet d'un élevage royal, elle doit être vivante et appartenir au genre *Apis* ; son âge doit être inférieur à trois jours ; le sexe n'est pas un facteur très important et des larves mâles peuvent être acceptées.

Les jeunes larves étrangères à la colonie éleveuse sont acceptées sans difficulté ; *la présence de la reine ne suffit pas à inhiber l'élevage royal, ni dans les conditions naturelles, ni même dans les artificielles* (pourvu qu'il ait débuté dans une colonie orpheline ou ruchette d'acceptation). Les conclusions de BUTLER s'appliquent seulement dans le cas de la *construction des cellules royales naturelles par les Abeilles* ; c'est ce stade initial de construction qui est le plus sensible à l'ectohormone inhibitrice. Mais les stimuli provenant de la cupule artificielle contenant une jeune larve sont si puissants qu'ils excèdent en tout ou en partie l'action inhibitrice de la reine.

Summary.

1. The variation of acceptation percentage of artificial queen cells are caused by an equilibrium between two substances included in the wax: one of them, *acceptation inhibitor* (queen substance following BUTLER, ectohormone following PAIN); the other, *acceptation accelerator*, perhaps secreted by worker bees and much less stable than the former.

2. The most important stimuli releasing the acceptation of a young larva introduced into an artificial queen cell are: the shape of the cell floor (rounded form preferred to flat one); the shape of the cell section (cylindrical preferred to hexagonal, this one preferred to square); the position of cells (opening downwards preferred to opening up-wards or lateral); their distance (optimum 2 cm). But the matter with which the cells is made is unimportant: worker bees accept paraffin, all kind of mineral and vegetal wax, and even glass and plastics.

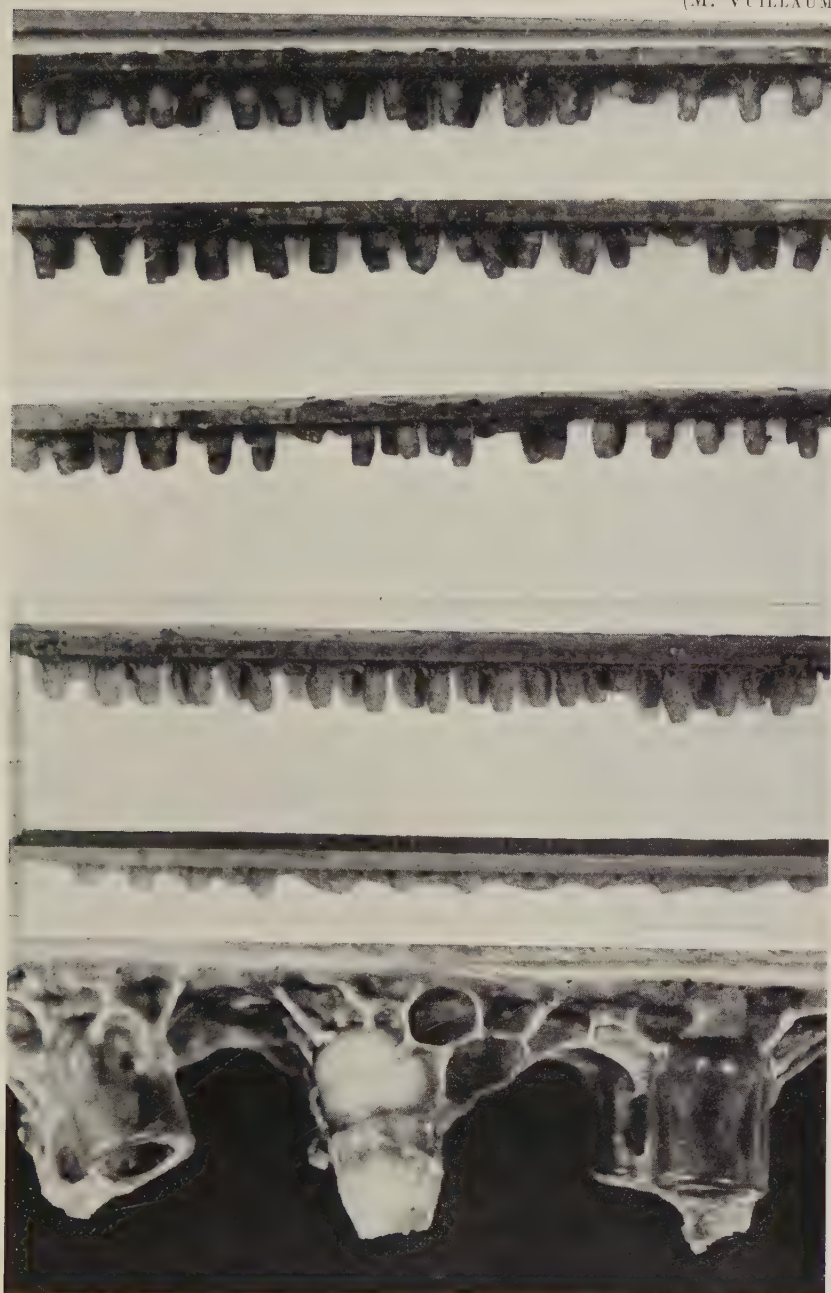
3. The young larvae introduced into the cells must be alive and belonging to the *Apis* genus; to be less than three days old; sex is unimportant and male larvae can be accepted.

The young larvae belonging to another colony than the breeder one are easily accepted; the queen is not sufficient to elicit the inhibition of queen cells breeding, neither in natural conditions, nor even in artificial ones, if the first phase of the breeding activity has been performed in a queenless colony (*starter* in beekeeper language). BUTLER's conclusions are only valuable in the case of *the building of natural* queen cells by the bees. It is this *initial* building phase that is the most sensible to inhibiting hormone. But the stimuli issued from the artificial queen cell with a young larva inside, are strong enough to exceed wholly or partially queen inhibiting influence.

BIBLIOGRAPHIE.

1954. BUTLER (C. G.). — The importance of « Queen substance » in the life of a honeybee colony (*Bee world*, vol. **35**, n° 9, p. 169-176).
1950. CHAUVIN (R.). — La question de la sélection et de l'amélioration des races d'Abeilles (*Rev. Zool. agric. appl.*, n°s **1-3**, p. 1-11).
- DARCHEN (R.). La construction chez *Apis mellifica* (à paraître).
1947. DELPÉRÉE (R.). — *L'élevage des reines*, Descer, Liège.
1951. KOMAROV (in TARANOFF et BURTOV). — *Pchelovodstvo*, **6-18**, 20 E, n° 10.
1955. LINDAUER (M.). — The water economy and temperature regulation of the honeybee colony (*Bee World*, n° **36**, p. 62-72, 81-92, 105-111).
1955. MARTINEZ LOPEZ (J. F.). — Plastic cell cups for queen rearing and production of Royal Jelly (*Gleanings in Bee culture*, vol. **83**, n° 9, p. 521-522).
1927. MIKHAILOV. — Ueber den Zusammenhang zwischen dem Umfang der Bienenzelle und dem Umfang des Bienenkörpers und seiner Teile (*Archiv. für Bienenkunde*, t. A et B, **8**, p. 313-324).
1924. NELSON et COLL. — Growth and feeding of honeybee larvae (*U. S. Department. Agric.*, n° **1222**, p. 1-35).

1955. PAIN (J.). — Influence des reines mortes sur le développement ovarien de jeunes ouvrières d'abeilles (*Apis mellifica*) (*Insectes sociaux*, t. 2, n° 1, p. 35-43). — PAIN (J.). Substance émise par les nymphes royales d'*Apis mellifica* (communication orale).
1951. RHEIN (W. von). — Ueber die Ernährung der Drohnenmaden (*Zeitschrift für Bienenforschung*, Bd. 1, H. 4, p. 63-66).
1955. SHINIAEVA (V. A.), *Pchelovodstvo*, mars, p. 22.
1955. VUILLAUME (M.). — Production de gelée royale. Le starter perpétuel (*L'Apiculteur*, Sect. scient., n° 7, p. 67-71).
1957. VUILLAUME (M.). — L'importance de l'approvisionnement en eau dans la ruche claustrée (*Insectes sociaux*, t. 4, n° 1, p. 31-41).
-



Photos Ch. GOILLLOT.

Photo n° 1. — Cellules royales contenant des larves âgées de 3 jours (cadre avec 3 baguettes porte-cellules à la sortie du finisseur).

Photo n° 2. — *En bas*, cellules de cire purifiée à l'acétone (contenant la substance inhibitrice) ; *en haut*, cellules récupérées mises en compétition avec les précédentes. Résultats à la sortie des finisseurs.

Photo n° 3. — Cupule de verre dont la larve a été acceptée. La gelée royale est très visible. De part et d'autre, des cellules refusées.

QUANTITATIVE STUDIES OF LIQUID FOOD TRANSMISSION IN ANTS

by

E. O. WILSON and T. EISNER (1)

(*The Biological Laboratories, Harvard University.*)

INTRODUCTION

It is well known that food transmission² is a process of central importance in the social life of ants. The majority of phyletic groups possess an elaborate type of proventriculus the principle function of which appears to be to facilitate the storage of liquid food in the crop so that it can be regurgitated later to other members of the colony (Eisner, 1957). As LeMasne (1953) has emphasized, food transmission is an integral part of the complex adult-larva relationship which is essential to social cohesion in the ant colony. There is a further possibility, as Ribbands (1953) has suggested for the honeybee, that food transmission may be an important means of communication among the workers. Moreover, it may facilitate the production and standardization of the colony "nest-odor".

In the present paper are presented the results of a preliminary quantitative study of liquid food transmission utilizing a radioactive tracer technique. In our approach we have followed the lead of Nixon and Ribbands (1952), who used radioactive phosphorus in syrup to trace food exchange in a honeybee community. Employing radioactive iodide in honey, we have made a similar study of five species of ants representing several widely divergent groups within the Formicidae. We are now in a position to describe to a limited extent some comparative aspects of transmission rates.

MATERIALS AND METHODS

The following experimental procedure was followed during this study. Colonies of ants, complete with dealate queens and brood, were collected in the field in the early spring of 1956, when most of the species involved were commencing their spring foraging. These were placed in artificial (Fielde) nests, with an open foraging arena, and left from one to three weeks to settle in their new surroundings. During this time little or no food was supplied the colonies. At the commencement of the experiments, a small group of workers were taken out of the nests, isolated in Petri dishes, and

(1) The authors wish to express their appreciation to Mr. E. W. Samuel, of the Harvard Biological Laboratories, whose expert aid and advice in the use of radioactive tracer technique made this study possible. Research was supported in part by a U. S. Public Health Service grant held by Eisner.

(2) In this paper we will use the expression "food transmission" in the restricted sense employed by Ribbands (1953) with respect to bees, i.e., meaning the direct exchange of food between individuals as opposed to separate feeding from a common food store. We wish to avoid the term "trophallaxis", since there is at the present time so much doubt concerning its exact meaning and significance. The reader is referred to the thought-provoking review of Brian and Brian (1952) on the evolution and current difficulties of the trophallaxis concept.

allowed to feed overnight on a dilute mixture of honey and radioactive iodide (NaI^{131}). After the group had fed, the workers were checked individually in a radiation counter, and the one containing the most radioactive material was reintroduced into the main nest. Sample groups of workers were taken from the colony thereafter at intervals to follow the progress of transmission of the radioactive material.

Data in each experiment were converted from counts/minute of gamma radiation to "volume-equivalents" based on the original dilution factor of the honey-iodide mixture. There are several inherent deficiencies in our present use of volume-equivalent, but these should have no effect on the final conclusions we have drawn if they are carefully borne in mind throughout. First, the volume-equivalent was usually based on one to several measurements and was derived from the radiation detected (in counts/minute) above the background radiation count plus three standard deviations of the background count. In other words, only the radiation which was "safely" (at a 99 % confidence level) above the background count, and therefore undoubtedly due to emission from the iodide, was recorded. This measurement was taken in lieu of the more accurate, but far more time-consuming method of determining the mean of a series of radiation counts for each individual and subtracting the background count. Since the background count is ordinarily very low, and the radiation emitted by the iodide proportionately very high, the calculation of volume by the short cut method will be distorted only when the iodide is present in vanishingly small amounts. This latter situation actually held in some of the borderline cases in *Pogonomyrmex*, *Crematogaster*, and *Solenopsis*. But in the great majority of measurements, the volume estimate could not have been significantly altered.

The second, and more important shortcoming of our measuring technique is that the "volume-equivalent" is reliable as a measure of *absolute* volume of honey ingested only in the ants allowed to feed directly on the honey and then only for a short period of time after the feeding. This is because the iodide probably was not chemically coupled with any of the honey ingredients and could have been absorbed differentially by the ant gut. Therefore, although the presence of iodide in workers not allowed access to honey is a sure indication of food transmission, the quantity of radiation is not a safe measure of the exact volume passed. Moreover, since the iodide could be excreted differentially, the amount present in an original forager is a safe measure of the absolute volume of honey contained by that individual only for a short time after it has fed on the honey.

With these limitations in mind, it is clear that the "volume-equivalent" we have employed here is only a rough index of volume. It cannot be accepted as a measure of absolute volume. It is of use only in studying transmission rates and in deriving approximate estimates of volumes for comparative studies.

Except for borderline measurements, as in the lower volume-equivalent classes of *Crematogaster lineolata*, the bulk of iodide detected in individuals can be safely considered to have been ingested and not to have been acquired through external contamination. This was established by dissections and detailed measurements of separate body parts in all of the species involved. Where sufficient iodide was present to compare body parts of individuals most of it was found to be concentrated in the gut lumen and wall, for at least two weeks after the initial feeding. A more detailed account of passage of tagged food material through the body is planned in a later report.

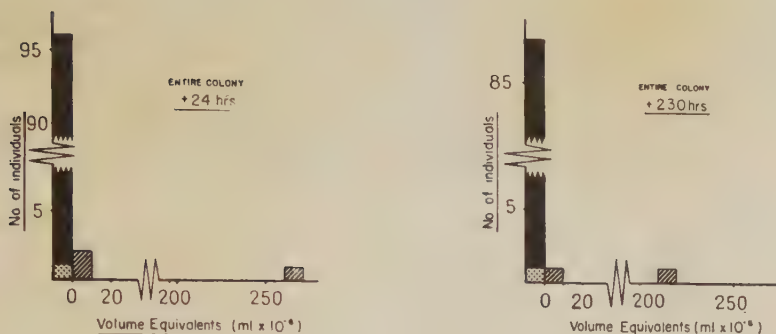
The data, in the form of frequency histograms of individuals classified according to volume-equivalents, are given in figures 1-6.

CONCLUSIONS

1. Perhaps the outstanding conclusion to be drawn from this preliminary study is that the rate of transmission of sugar solutions varies within the Formicidae, from near zero in *Pogonomyrmex badius* to virtually

POGONOMYRMEX BADIUS (LATR.)

2



POGONOMYRMEX BADIUS (LATR.)

3

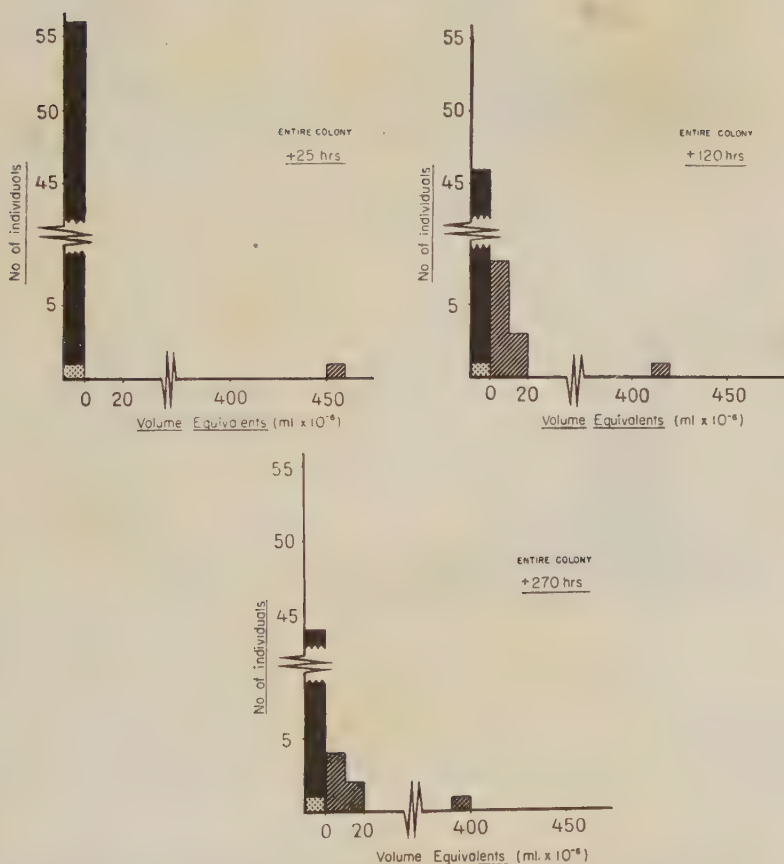


Fig. 1. — Liquid food transmission in two colonies of the myrmicine ant *Pogonomyrmex badius* (Latr.), presented in terms of frequency histograms of individuals classified by volume-equivalent of radioactive iodide. In colony no. 2 the original forager introduced into the nest contained 265×10^{-6} ml. of honey-iodide mixture; in colony no. 3 the original forager contained 464×10^{-6} ml. of the mixture. *Dotting* indicates the nest queens, *black* indicates workers containing no iodide, and *hatching* indicates workers containing positive amounts of iodide.

complete colony saturation within thirty hours in the two species of *Formica*. Moreover, much of this variation can occur within a single subfamily, as evidenced by a comparison of the two myrmicine species *Pogonomyrmex badius* and *Crematogaster lineolata*.

POGONOMYRMEX BADIUS (LATR.)

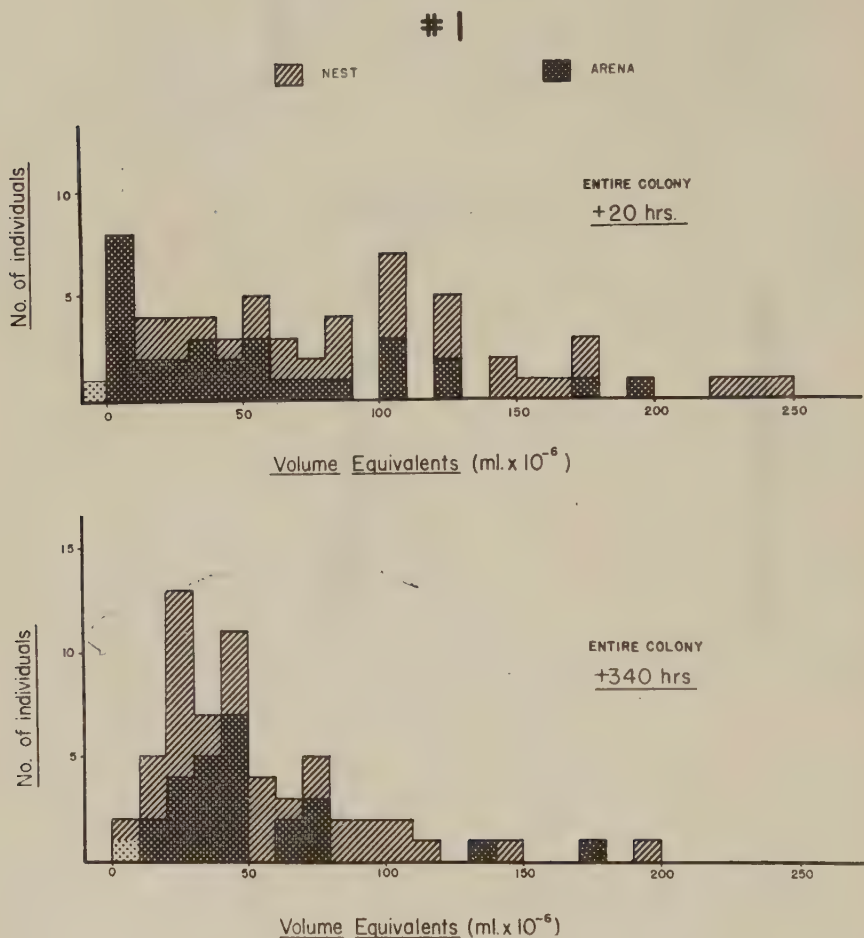


Fig. 2. — Frequency histograms by volume-equivalent of a colony of *Pogonomyrmex badius* allowed free access to a honey-iodide mixture for a period of 24 hours. Time intervals indicated are those following removal of the honey-iodide source. Dotting indicates the nest queen, single hatching the workers collected from within the nest, and double hatching the workers from the foraging arena outside the nest.

2. Although liquid transmission is much restricted in the *Pogonomyrmex*, all of the adult colony members may share in the same food source if it is readily accessible to the nest, as shown in figure 2. This is due to a high percentage of the workers visiting the food source and feeding

independently. The same results might be expected in the cases where solid food, such as insect prey or seeds, is brought into the nest itself. It thus appears that even in species where food transmission is limited, other aspects of colony behavior may insure that food is distributed

SOLENOPSIS SAEVISSIMA (FR. SMITH)

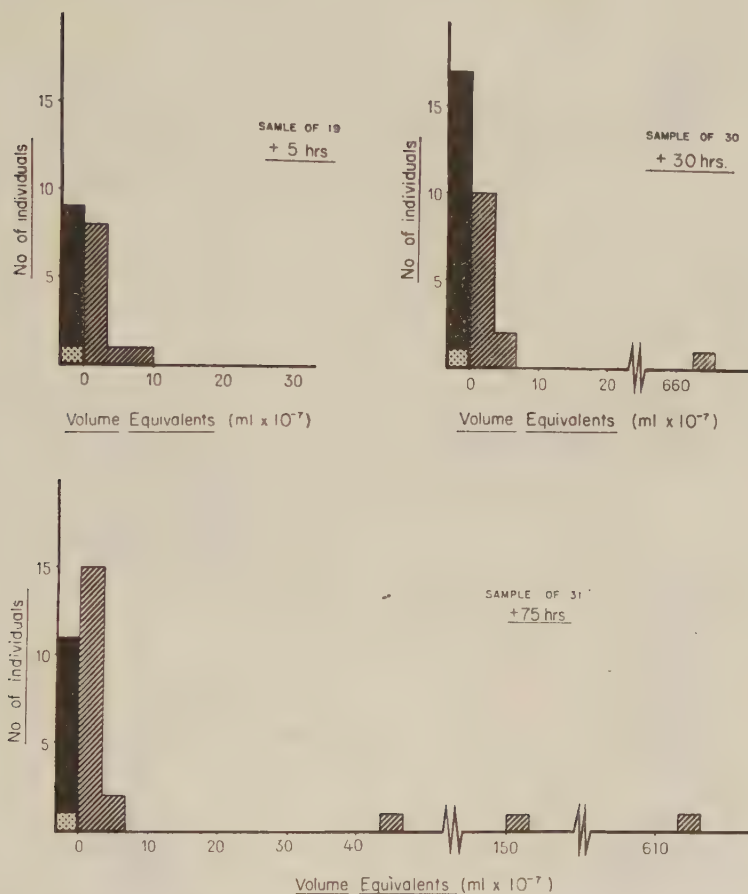


Fig. 3. — Liquid food transmission in a small colony fragment of 42 adults of the myrmecine ant *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith). The original forager contained 1220×10^{-7} ml. of honey-iodide mixture. Conventions as in figure 1.

throughout the worker population, with the result that the colony diet remains uniform.

3. In the case of *Pogonomyrmex badius* presence of iodide in the gut of workers other than the original forager does not necessarily indicate oral transmission. No direct observations have yet been made to prove that oral transmission of liquid food occurs between adults of this species.

CREMATOGASTER LINEOLATA (SAY)

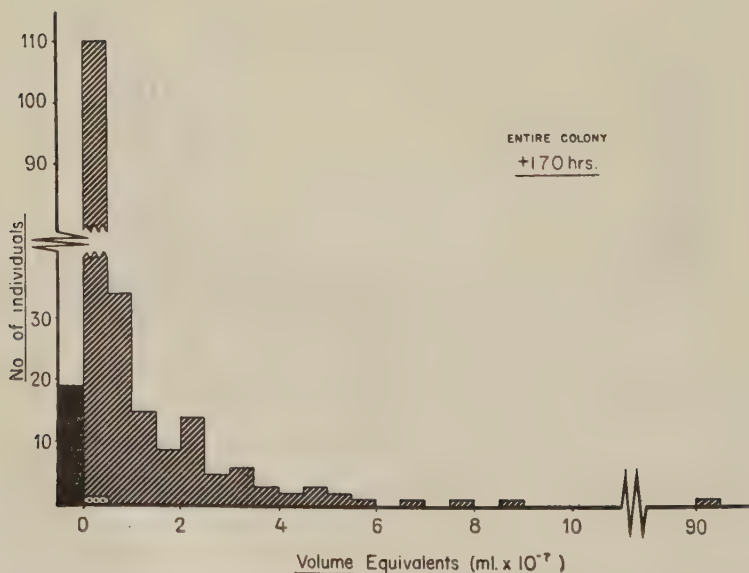
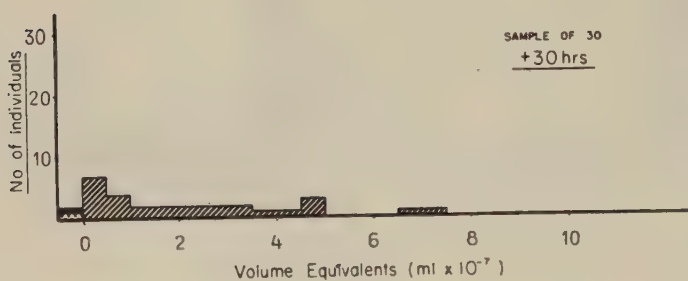
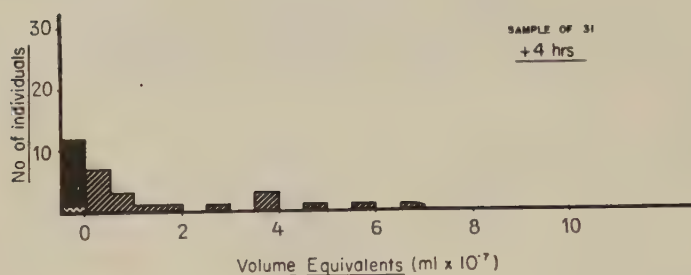


Fig. 4. — Liquid food transmission in a colony of the myrmicine ant *Crematogaster lineolata* (Say). The original forager contained 748×10^{-7} ml. of honey-iodide mixture. Conventions as in figure 1.

FORMICA FUSCA L.

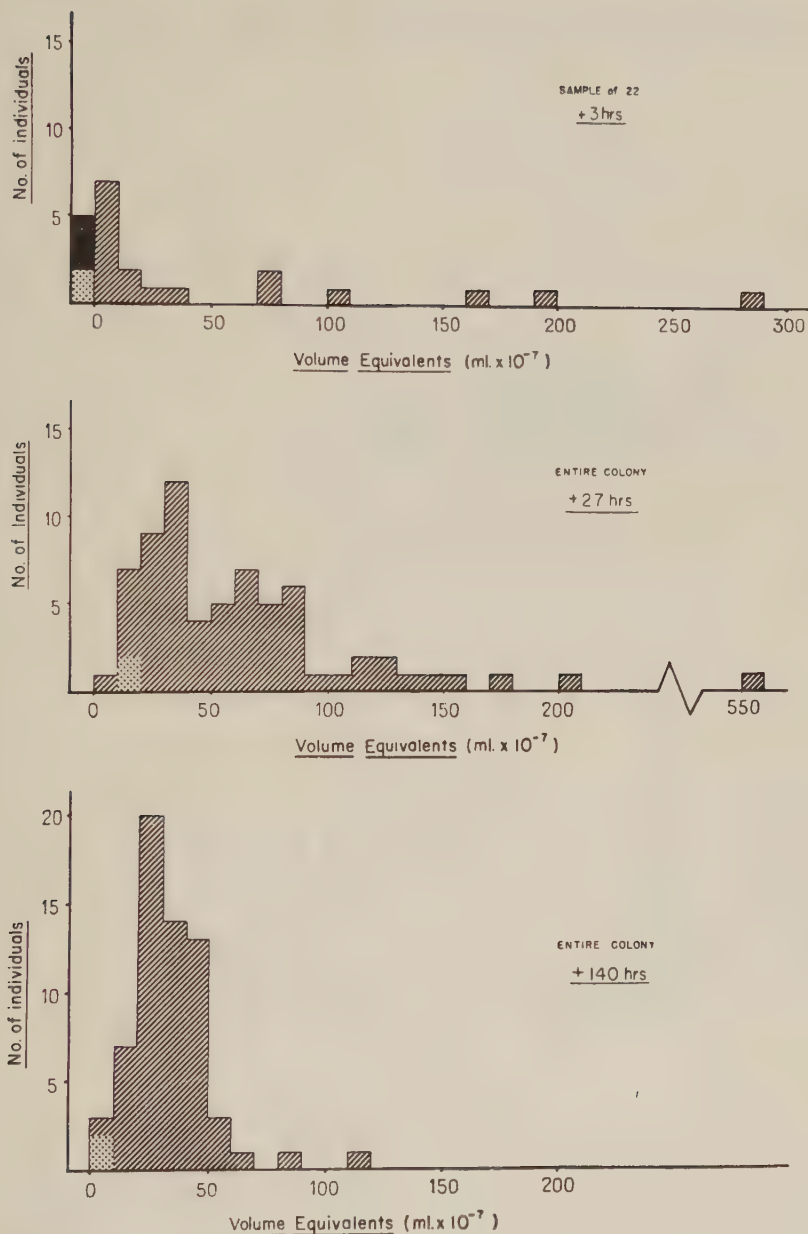


Fig. 5. — Liquid food transmission in a colony of the ant *Formica fusca* L. The original forager contained in excess of 1900×10^{-7} ml. of honey-iodide mixture. Conventions as in figure 1.

It is possible, although far from proven, that at least some of the iodide present in secondary workers could have been picked up by them from

FORMICA PALLIDEFULVA LATR.

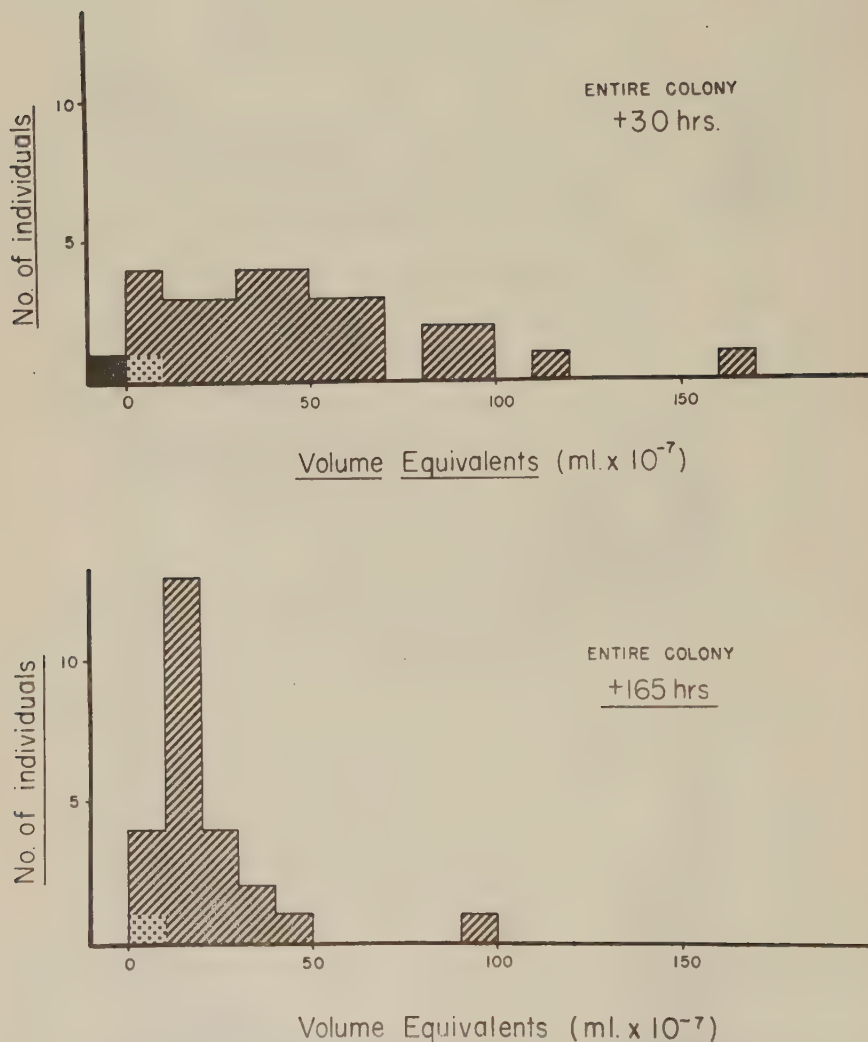


Fig. 6. — Liquid food transmission in a colony of the ant *Formica pallidefulva* Latr. The original forager contained 1902×10^{-7} ml. of honey-iodide mixture. Conventions as in figure 1.

material evacuated by the primary forager onto the floor of the nest. Separate observations on isolated workers fed with an honey-iodide mixture showed that these workers did evacuate in this fashion a half

or more of the iodide within the two days. Whether honey or a derivative excretory product of the honey is passed with the iodide has not been determined.

4. The frequency curves obtained in the species with high transmission rates are of such a nature as to suggest that transmission occurred along sequences of individuals, following the primary donations given by the original forager. Had transmission involved only primary donations from the original forager, evenly proportioned frequency curves might have been expected. Instead, they are strongly skewed to the right. In our opinion, the simplest (but by no means the only) explanation for the skewness of the curves is that the original forager passed on fairly large donations to a limited number of workers, which in turn tended to pass on smaller donations to a larger total of workers and so on in a branching-chain pattern, with the largest number of workers receiving the smallest individual donations in the end.

5. The frequency curves tended to contract with time. Whether this leveling effect was due to continued chain transmission or to differential excretion is unknown. However, its result is clear enough: the increase in uniformity of gut content within the colony, a process which may have important sociological implications.

6. It is noteworthy that the queen and larvae received very little of the tagged honey. When these individuals showed traces of the iodide at all, it was usually in negligible amounts. It is very possible that differential feeding is practiced, and that when proteinaceous foods are used in similar experiments to those described here, very different results will be obtained.

Summary.

Transmission of honey in several species of ants was studied using radioactive iodide as a tracer. Great variation in transmission rates between species was noted, ranging from negligible transmission over a ten-day period (in *Pogonomyrmex badius*) to complete colony saturation within thirty hours (in *Formica* spp.). The honey was passed mostly among workers, very little being given to the queens or larvae. Indirect evidence is cited which suggests the occurrence of chain transmission beyond the primary donations given by the original foragers.

Résumé.

On a étudié la transmission du miel chez plusieurs espèces de Fourmis en se servant d'iodure radio-actif comme traceur. On observe des différences considérables dans le taux de la transmission d'une espèce à l'autre, allant d'une transmission négligeable pour une période de dix jours (chez *Pogonomyrmex badius*) à une saturation intégrale de la colonie en trente

heures (chez certaines espèces de *Formica*). Le plus souvent, le miel est passé d'une ouvrière à une autre, les reines et les larves recevant très peu de miel. Une preuve indirecte suggère une transmission en chaîne au-delà des dons primaires par les ouvrières fourragères nourries à la source.

Zusammenfassung.

Die Uebertragung von Honig bei verschiedenen Arten von Ameisen wurde mit Hilfe von Zugabe radioaktiven Iodids untersucht. Eine mit der Mischung gefütterte Arbeiterin wurde in das Nest gesetzt, und die Verteilung des von ihr abgegebenen Honigs gemessen. Die Verteilungsgeschwindigkeit war sehr verschieden je nach der untersuchten Art : praktisch zu vernachlässigende Werte, sogar nach 10 Tagen, bei *Pogonomyrmex badius* ; vollständige Sättigung des Staates, nach 30 Stunden, bei *Formica* spp. Der Honig wurde hauptsächlich unter Arbeiterinnen verteilt ; die Königinnen und Larven bekamen, wenn überhaupt, nur minimale Mengen. Die Resultate schienen darauf hinzuweisen, daß zur Verteilung im Staate nicht nur die Abgaben der ursprünglich gefütterten Arbeiterin verantwortlich waren, sondern auch Uebertragung der Empfänger untereinander.

LITERATURE.

1952. BRIAN (M. V.), BRIAN (A. D.). — The wasp, *Vespula sylvestris* Scopoli: feeding foraging and colony development (*Trans. Roy. Ent. Soc. Lond.*, vol. **103**, p. 1-26, 4 fig).
1957. EISNER (T.). — A comparative morphological study of the proventriculus of ants (*Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.*, in press).
1953. LE MASNE (G.). — Observations sur les relations entre le couvain et les adultes chez les fourmis (*Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Animal.*, sér. **11**, vol. **53**, p. 1-56).
1952. NIXON (H. L.), RIBBANDS (C. R.). — Food transmission within the honeybee community (*Proc. Roy. Soc.*, sér. B, vol. **140**, p. 43-50).
1953. RIBBANDS (C. R.). — The behaviour and social life of the honeybees (*Bee Research Association*).
-

NOUVELLES DE L'UNION

NOUVELLES DES SECTIONS

NORTH-AMERICAN SECTION

Ballot for the Election of Officers of the North American Section, IUSSI for the period, *January 1, 1957 to December 31, 1959.*

Elected:

Président: Dr. C. D. MICHENER, Chairman, Dept. of Entomology, University of Kansas.

Secretary: Dr. W. E. LABERGE, Professor of Biology, Iowa State College.

Advisory Committee: Dr. William CREIGHTON, Professor of Biology, City College of New York.

Dr. O. PARK, Professor of Biology, Northwestern University.

Dr. T. C. SCHNEIRLA, Curator, Dept. of Animal Behavior, American Museum of Natural History.

Dr. M. R. SMITH, Curator, Dept. of Entomology, U. S. National Museum.

Dr. T. E. SNYDER, Curator Emeritus, U. S. National Museum.

COMMUNIQUÉS

Le docteur ZAPPI RECORDATI nous prie de publier les communiqués suivants concernant « Apimondia ».

APIMONDIA.

Organisation internationale des Apiculteurs.

International Beekeepers Organisation.

Internationale Bienenzüchter-Vereinigung,

Roma, Corso Vittoria Emanuele, 101.

Communiqué.

Entre le professeur Otto Morgenthaler, secrétaire général de l'Apimondia démissionnaire, et le soussigné, nommé secrétaire général de l'Apimondia à l'assemblée du 18 août 1956 qui s'est tenue à Vienne à l'occasion du XVI^e Congrès International des Apiculteurs, le 26 novembre, c'est-à-dire à Berne, ont eu lieu les régulières démarches de transfert de pouvoirs.

Pourtant, en commençant mon travail, après un salut et un remerciement renouvelé à l'illustre professeur Morgenthaler auquel l'apiculture mondiale doit tant, j'adresse un respectueux salut aux autres membres du Comité consultatif de l'Apimondia, constitué à Vienne dans la séance rappelée au-dessus.

Ma pensée particulièrement sentie s'adresse en ce moment aux apiculteurs de tous les pays adhérents à l'Apimondia, et je tiens à les assurer que, dans le développement de mon activité, je tiendrai surtout compte des nécessités non seulement techniques et économiques, mais aussi spirituelles et morales.

Je souhaite que la façon de m'acquitter de mon devoir ne décevra pas la confiance qui a été placée en moi.

Je me réserve de faire suivre à ce salut, de temps en temps, des communiqués appropriés sur l'activité de l'Apimondia, dont le siège est auprès de la Federazione Apicoltori Italiani à Rome, Corso Vittorio Emanuele, 101.

A l'occasion de la Noël et du nouvel An, j'adresse à vous tous un souhait de paix, sérénité et travail fécond.

Rome, 1^{er} décembre 1956.

A. ZAPPI RECORDATI,
Secrétaire général Apimondia.

XVII^e Congrès international des Apiculteurs.

XVII^e International Beekeeping Congress.

XVII^e Internationaler Bienenzuchter-Congress.

Roma, Corso Vittorio Emanuele, 101.

Communiqué N. 1.

A suite de la décision adoptée par le XVI^e Congrès international des Apiculteurs de Vienne de tenir en 1958 à Rome le XVII^e Congrès international, la Fédération des Apiculteurs italiens, heureuse de l'honneur qui lui est fait, communique d'avoir déjà entrepris l'organisation du Congrès.

Tandis qu'elle se réserve de communiquer, tant à la presse apicole qu'aux Associations d'Apiculteurs, ce qui au fur et à mesure sera nécessaire pour assurer la meilleure réussite et la plus grande participation au Congrès, en agrément des diverses demandes parvenues, elle communique que la manifestation, plutôt que dans le mois d'octobre comme il fut indiqué à Vienne, aura lieu dans la seconde quinzaine du mois de septembre, pour permettre à nos hôtes, de pouvoir visiter des installations apicoles en pleine activité.

Le secrétariat du Congrès a déjà été constitué et a installé son siège à Rome, Corso Vittorio Emanuele, 101.



ADDITIONS A LA LISTE DES MEMBRES PARUE DANS LE N° 1 DU TOME IV

Le Secrétaire prie les membres de l'Union qui n'ont pas été mentionnés dans la liste parue au dernier numéro de vouloir bien l'excuser pour les erreurs ou les omissions qu'il a pu commettre. Il publiera bien volontiers les rectifications nécessaires.

- BOHART (G. E.), Box 80, Usac, *Logan*, Utah, U. S. A.
- BOUILLON (A.), Révérend Père, Université Lovanium. B. P. 2158, *Léopoldville*, Congo belge.
- BRANGHAM (A. N.), Leaf Cottage, Possingworth Park, *Cross-in-Hand*, Sussex, G. B, **F.**
- FURUKAWA (H.), Dr, 1013 Yoyogi-Nishihara-Machi, Shibuya-Ku, *Tokyo*, JA.
- GRIFFIN (F. J.), 29 Bushy Park Gardens, *Teddington*, Middlesex, G.-B.
- GRIFFIN (W. D.), Headmaster, Selim School, *Aden*, Yemen.
- KUBOTA (M.), Soyo-Chugaku, Komine, Odawara, *Kanagawa*, Prefec., JA.
- KUWABARA (M.), Kyushu University, Zoological Institut, Faculty of Sciences, *Fukuoka*, JA.
- LEININGER (H.), Prof., Schirmestrasse 8, *Karlsruhe*, DE.
- LOKEN (Miss A.), Zoologisk Museum Ved Universitetet, *Bergen*, Norvège.
- MARTELLI (M.), Dir. Universita, Istituto Entomologia Agraria e Bachicoltura, Via Celoria 2, *Milan*, IT.
- MORIMOTO (R.), Sekimiya, Sekimiya-Mura, Yabu-Gun, *Hyogo*, Prefec., JA.
- MORISITA (M.), Prof., Kyushu University Fac. Sc., *Kyushu*, JA.
- MUNAKATA (M.), Biolog. lab. Hokkaido Gakugei, University Kakod. branch. Hachiman, *Dakodate*, JA.
- PORTUGAL-ARAUJO (V. DE), C. P. 2968-C., *Luanda*, Angola.
- TANIGUCHI (Miss S.), Entomol. Laboratory Hyogo, University of Agriculture, *Sasayama*, Hyogo-Prefec., JA.
- TOSHIRO-SUGI, 4.112 Osa-Ku, *Tokyo*, JA.

Collectivités membres de l'Union :

- Universitets biblioteket I Bergen, *Bergen*, Norvège.
- Vorstand Instituts fur Angewandte Zoologie der Univers. Würzburg, Professeur K. Gösswald, Rontgenring 10, *Würzburg*, DE.
- Zoologisches Institut der Freien Universität Berlin, *Berlin-Dahlem*, Königin-Luise-Strasse 1-3, DE.

Erratum : Tome IV, n° 1, 1957, page 65, 12^e ligne au lieu de *Mexico*, U. S. A., lire *Mexico*, Mexique.

Published in France.

Le Gérant : GEORGES MASSON.

Dépôt légal 1957 - 2^e trimestre - N^o d'ordre : 2623 - MASSON et C^{ie}, éditeurs, Paris.

Imprimé par l'Imp. Crété Paris, Corbeil-Essonnes, France.
Dépôt légal 1957 - 2^e trimestre - N^o d'ordre 8082.

NOTE POUR LES AUTEURS

- 1° *Insectes sociaux* publie des mémoires originaux, des notes ou des revues concernant les problèmes relatifs aux insectes sociaux.
- 2° Les auteurs reçoivent gratuitement 50 tirés à part.
- 3° Les manuscrits doivent être adressés à l'un des membres du Comité de rédaction, qui les transmettra au secrétaire.
- 4° Les textes remis pour l'impression doivent être dactylographiés. Leur forme sera considérée comme définitive, et leur étendue ne pourra pas dépasser 20 pages dactylographiées (*), illustration comprise.
- 5° L'illustration des articles est libre. Toutefois le secrétaire se réserve le droit de demander la suppression des figures dont le nombre serait jugé excessif. Les figures au trait sont à la charge de la revue. Les planches, les photographies sont à la charge des auteurs, à l'exception de celles que le secrétaire jugerait pouvoir prendre au compte de la revue. Les documents doivent être fournis prêts à cliquer.
- 6° Les légendes des figures doivent être indépendantes des documents d'illustration.
- 7° Chaque article doit être accompagné d'un sommaire qui en résume les points essentiels. Il sera joint une traduction de ce sommaire en deux autres langues.
- 8° La disposition de la bibliographie doit être conforme aux règles suivantes de présentation :

Date. Nom (prénom). — Titre de l'article (titre du périodique. Année. Numéro du tome, pages de début et de fin de l'article).
- 9° Les épreuves sont adressées aux auteurs pour correction. Elles doivent être retournées SANS DÉLAI au secrétaire : G. Richard, 105, boulevard Raspail, Paris-VI* (France).

(*) 28 lignes de 67 caractères par page.

~~26 Feb 11~~

M
C & **ie**